Ecologie, t. 28 (1) 1997 : 23-44

FONCTIONNEMENT BIOLOGIQUE DES HUMUS ET DYNAMIQUE DES PESSIERES ALPINES. LE CAS DE LA FORÊT DE MACOT-LA-PLAGNE (SAVOIE)*

Nicolas BERNIER

Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut d'Écologie et de Gestion de la Biodiversité, Laboratoire d'Écologie Générale, 4 avenue du Petit-Château . 91800 Brunoy (France)

SUMMARY
(review paper)

HUMUS BIOLOGICAL ORGANIZATION AND ALPINE SPRUCE FOREST DYNAMICS. THE EXAMPLE OF MACOT-LA-PLAGNE FOREST (SAVOIE, FRANCE).
The high plasticity of the humus profile observed in an alpine spruce forest brings a fresh vision of forest ecology. Regeneration takes place in openings with mull humus (built-up by earthworms), but spruce growth imposes conditions which reorganize the humus profile into moder. In this context, ecosystem sustainability is reinforced by the regeneration of mull humus under adult trees. The colonization by the burrowing earthworm species Lumbricus terrestris *(L.) is delayed near the upper forest limit (accumulation of organic matter). In contrast, humus profiles in the intra-sylvatic heath become thinner at the subalpine level. Thus the upper forest limit a not only a physiological tree limit but is also a resilience limit concerning the entire ecosystem. The issue of the forest/heath antagonism thus depends on both altitude and forest management.*

KEY WORDS : Altitude - Bilberry heathland - Earthworms - Humus - Spruce forest.

RÉSUMÉ
(article de synthèse)

La grande plasticité des profils d'humus d'une pessière alpine apporte une vision renouvelée de l'écologie forestière. La régénération est réalisée dans des clairières à mull (humus dominé par les lombrics) mais la croissance des arbres impose un fonctionnement différent du profil d'humus qui se transforme alors en moder. Dans ces conditions, la stabilité de la forêt est renforcée par la restauration du mull sous les arbres adultes. La colonisation par le ver de terre fouisseur Lumbricus terrestris *(L.) est plus tardive dans les sites proches de la limite supra-forestière (accumulation de matière organique). Conjointement, le profil d'humus de la lande intra-sylvatique devient plus mince à l'étage subalpin. La limite forestière n'est donc pas uniquement une limite physiologique des arbres mais aussi une limite de cohérence de l'ensemble de l'écosystème. L'issue de la confrontation forêt/lande dépend donc très largement des effets conjoints de l'altitude et de la gestion forestière.*

MOTS CLÉS : Altitude - Humus - Ver de terre - Pessière - Lande à myrtille.

INTRODUCTION

Les horizons pédologiques de surface sont au cœur de certaines des fonctions les plus importantes de l'écosystème. Ils sont non seulement le siège des processus de décomposition de la matière organique mais aussi le milieu d'épanouissement du système racinaire des végétaux. Ce milieu est également le siège de nombreuses interactions entre composants de l'écosystème, exprimées notamment par voie biochimique (GALLET, 1992). DARWIN (1881) constata que les premières couches du sol pouvaient être qualifiées tout aussi bien de terreau animal que végétal. MÜLLER (1889), ROMELL (1932), ZACHARIAE (1965) et BAL (1982) ont constaté que la structure des horizons de surface traduisait une intense activité biologique. C'est à cause de cette originalité que le profil d'humus se distingue des horizons plus profonds (BAL, 1970). Le terme humus désignera préférentiellement la

* Manuscrit reçu le 13 février 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 5 septembre 1996.

matière organique résultant de la maturation de la litière au sein du profil d'humus et la forme d'humus se référera à un modèle de fonctionnement et d'organisation du profil d'humus (BAL, 1970).

L'étude du compartiment "profil d'humus" était traditionnellement régie par le postulat d'équilibre entre production végétale et processus de décomposition (TOUTAIN, 1981). Ce postulat était implicite ou nécessaire à l'exploration de l'organisation verticale du profil d'humus (KENDRICK & BURGES, 1962, SOMA & SAITO, 1983, PONGE, 1988), ainsi qu'à l'élaboration de bilans ou la mise en évidence de réseaux trophiques (SAITO, 1966, STANDEN, 1978, SCHAEFER, 1990, GOURBIERE, 1982). Cependant quelques cas tels que l'étude d'une pourriture blanche (GOURBIERE, 1983), de relations trophiques entre la microflore et la faune (NEWELL, 1984), ou d'un champignon mycorhizien (DAHLBERG & STENLID, 1994), ont introduit une dimension horizontale au fonctionnement du profil d'humus. Jusqu'alors, l'évolution de ce profil était la plupart du temps conditionnée par celle des horizons pédologiques sous-jacents, notamment dans les études de succession impliquant une échelle de temps considérable (CROCKER & DICKSON, 1957, DUCHAUFOUR, 1968). Ce point de vue s'appuyait sur la subordination des processus d'élaboration du profil d'humus à l'évolution de la matrice minérale. Sans vouloir négliger cette influence, TOUTAIN (1987, a, b) met aussi l'accent sur l'importance de la litière. Les travaux de SARTZ & HUTTINGER (1950), DIMBLEBY (1952) et PAGE (1968, 1974) démontrent l'influence du développement de la végétation sur le profil d'humus, toutes conditions stationnelles égales par ailleurs. Cette nouvelle perception du statut du profil d'humus entre en résonance avec une profonde remise en cause de la notion de stabilité des écosystèmes, notamment forestiers (WATT, 1947, MILES, 1979, MAYER, 1976, OLDEMAN, 1990, SPRUGEL, 1991).

Dans le présent travail a été testée une hypothèse découlant des travaux de DIMBLEBY (1952), OVINGTON & MADGWICK (1957) et MILES (1985), selon laquelle le profil d'humus est variable car en constante interaction avec la biocénose. Cette hypothèse est étayée par la prépondérance au sein des humus de structures générées par les organismes du sol (faune et microflore) à partir de la matière organique produite par la végétation. Il est donc raisonnable de supposer que les propriétés du profil d'humus sont modifiées lorsque le tapis végétal se transforme. L'autre volet de cette hypothèse est que la forme d'humus est susceptible à un niveau ou à un autre d'influencer une certaine biocénose, notamment l'installation d'une nouvelle végétation. L'objectif de ce travail est donc d'étudier la variabilité des profils d'humus dans ses liens éventuels avec la dynamique de la végétation et de la faune du sol. Les modifications de l'écosystème forestier avec l'altitude n'ont aucune raison d'être déterminées uniquement par la végétation comme l'interprétation commune de la limite supra-forestière semble l'affirmer. En effet l'altitude est susceptible de modifier non seulement le développement de certains organismes-clés de l'écosystème, mais aussi leurs interactions. Il est donc probable que la forme d'humus observée à une altitude donnée soit la résultante d'une combinaison originale de ces interactions (LAVELLE, 1987).

LES SITES D'ÉTUDE

Les sites d'étude ont été choisis le long d'un gradient altitudinal avec comme souci l'homogénéité des autres influences stationnelles. La nature du substrat minéral n'est pas le seul élément susceptible d'influencer la structure de l'écosystème forestier. La pente, la présence d'éboulis, le régime hydrique et la composition floristique permettent de distinguer différents types de forêt, même si l'essence dominante reste l'épicéa. Par exemple, la pessière à hautes herbes ou mégaphorbiaie est observée sur des sols en permanence engorgés (LACOSTE, 1984, GENSAC, 1988). Cet écosystème est notamment caractérisé par l'adénostyle (*Adenostyles alliariae* (Gouan) A. Kerner). La pessière à gros blocs est caractérisée par un sol squelettique formé sur (ou entre) des rochers de grande taille. Ces deux types de pessière ont été écartés au profit des pessières installées sur substrat fin et filtrant. Parmi ces dernières, la composition floristique renseigne sur d'éventuelles perturbations de l'écosystème. Ainsi, par exemple, l'épilobe (*Epilobium angustifolium* L.) exige un niveau d'éclairement au sol important indiquant l'ouverture du peuplement sur une grande surface. De même, la dominance du mélèze indique des parties récemment boisées soit après abandon de pâturage soit recrû naturel après incendie.

Sept sites ont été étudiés dans la forêt communale de Macot-La-Plagne (moyenne vallée de la Tarentaise, Savoie) (FIG. 1). Ils forment un transect altitudinal depuis le début de l'étage montagnard (950 m d'altitude) jusqu'à la limite supraforestière (2 200 m d'altitude) (BERNIER, 1995). Ils sont tous situés sur le versant nord de la vallée. Ces sites sont installés sur un colluvium de nature siliceuse. Le substrat est essentiellement constitué de quartzite dans la partie haute du transect et s'enrichit progressivement en grès et en schistes du houiller en bas de pente. Cependant, les propriétés voisines de ces minéraux permettent de minimiser le rôle du substrat minéral dans d'éventuelles modifications de l'écosystème avec l'altitude. Les pessières sur substrat filtrant ont été sélectionnées non seulement parce qu'elles étaient les plus représentatives du boisement de ce versant mais aussi en relation avec les problèmes de régénération forestière qu'elles posent. C'est en particulier le cas des deux stations étudiées par BERNIER *et al.* (1993) (Macot bas et

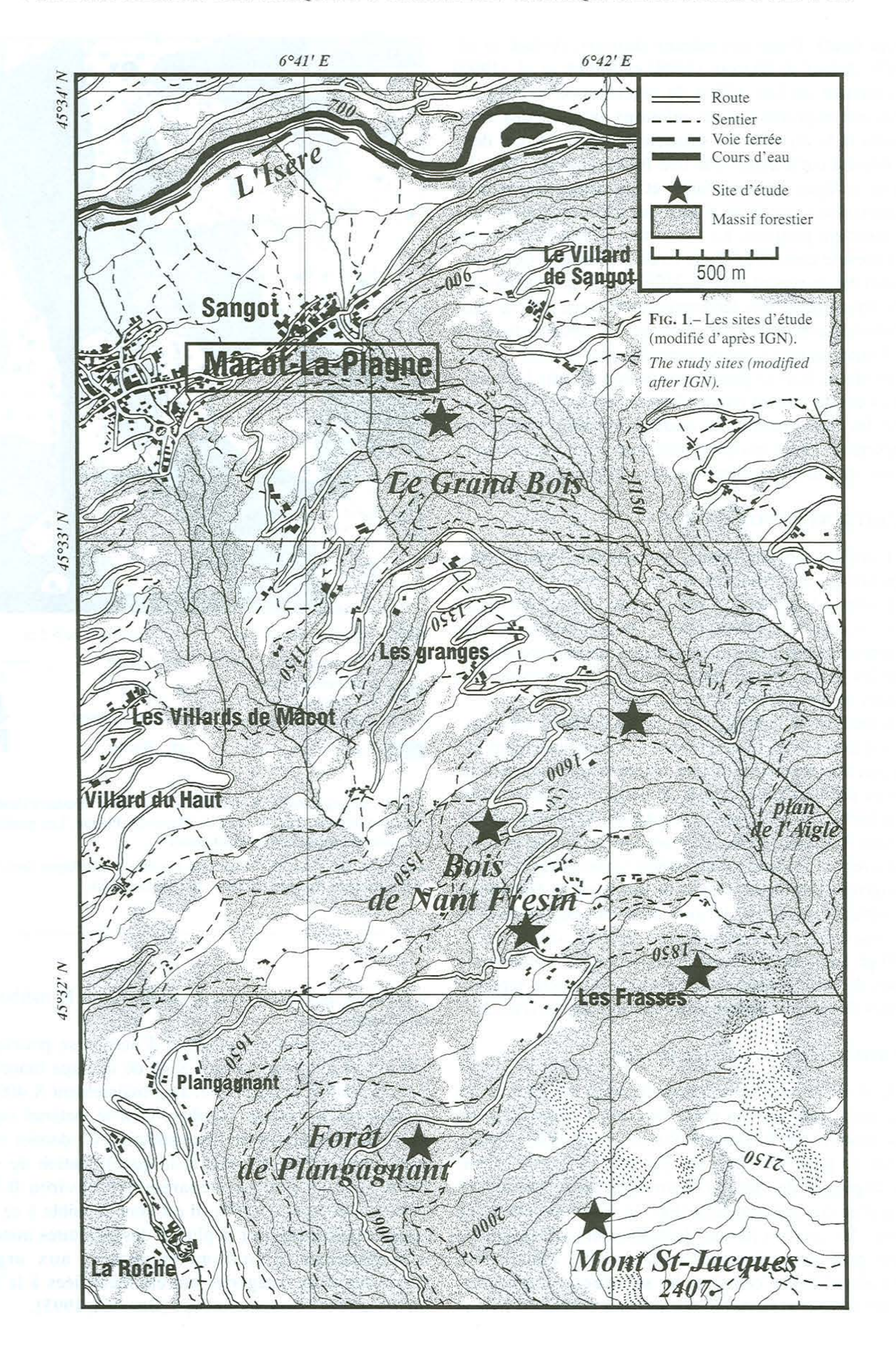


FIG. 1.– Les sites d'étude (modifié d'après IGN).

The study sites (modified after IGN).

Macot haut). Dans ces mêmes stations, ANDRÉ *et al.* (1987), ANDRÉ & GENSAC (1989) et ANDRÉ *et al.* (1990) ont constaté un fort déficit de régénération de l'épicéa qu'ils ont expliqué par les relations antagonistes entre l'épicéa et la myrtille. La structure forestière de ces deux stations est caractérisée par une futaie d'arbres âgés. La densité en tiges est assez faible et les arbres sont répartis de façon assez homogène si bien que les couronnes ne sont que rarement jointives. La couverture au sol est dans une large mesure constituée d'une lande à éricacées. Cette description est en accord avec la définition de la lande boisée. Cette structure est très largement représentée dans le massif forestier considéré mais l'absence de certains stades de développement de l'écosystème dans les stations Macot bas et Macot haut ne permet pas de comprendre les mécanismes conduisant au renouvellement du couvert forestier. Ainsi, les autres stations du gradient altitudinal sont moins représentatives du massif étudié mais sont caractérisées par une structure forestière fortement hétérogène.

ARCHITECTURE FORESTIÈRE

L'architecture forestière a été analysée soit en cartographiant les sites (BERNIER & PONGE, 1994 et FIG. 2) soit en dessinant la projection sur un plan vertical des structures forestières caractéristiques. Une estimation de l'âge des arbres est obtenue en comptabilisant soit les verticilles (pour les jeunes arbres) soit le nombre de cernes de bois produits au plus près du collet racinaire.

L'analyse de la végétation met en évidence son organisation agrégative. Cette propriété est principalement liée au caractère discontinu de la régénération naturelle de l'épicéa ainsi qu'aux relations de concurrence entre végétation herbacée, lande et épicéa (ANDRÉ & GENSAC, 1989, BERNIER & PONGE, 1994). Par conséquent, il a été possible de diviser les stations en de petites surfaces relativement homogènes d'un point de vue architectural et floristique. Ces surfaces seront par la suite nommées éco-unités. Les trois sites de l'étage montagnard étudiés, situés à 950, 1 550 et 1 750 m d'altitude, présentent de nombreuses phases de développement de la forêt nettement séparées les unes des autres, formant ainsi des mosaïques (FIG. 2).

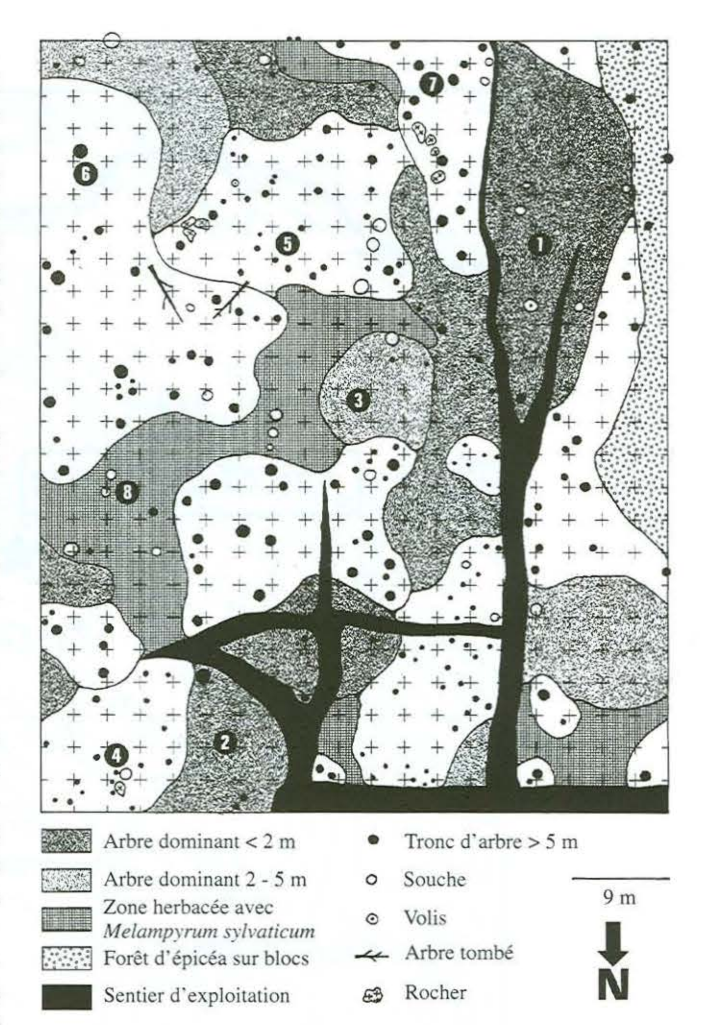


FIG. 2.– Cartographie de la mosaïque de la station forestière située à 950 m d'altitude dans la forêt de Macot-La-Plagne. Les numéros indiquent les éco-unités échantillonnées.

Maping of the forest site located in the Macot-La-Plagne forest at 950 m altitude. Numbers indicate sampled eco-units.

MICROMORPHOLOGIE DES HUMUS

L'observation micromorphologique des humus est basée sur la méthode des petits volumes d'humus (PONGE, 1984, modifié par BERNIER & PONGE, 1994). Elle consiste à isoler un profil d'humus non perturbé (5 X 5 X 15 cm) en le dégageant du matériel environnant après séparation à l'aide d'un couteau tranchant (FIG. 3). Une fois cette étape réalisée, les couches formant le profil sont successivement isolées puis conservées dans l'alcool à 95°. L'immersion dans l'alcool fixe et consolide les structures, par précipitation des colloïdes. La microstructure des couches d'humus n'est donc pas sensiblement modifiée par la méthode de prélèvement.

L'observation des couches d'humus se poursuit au laboratoire au grossissement X 40 de la loupe binoculaire pour la totalité du matériel et au grossissement X 400 d'un microscope à contraste de phase pour le matériel organo-minéral et les déjections holorganiques. Ce dernier instrument permet l'observation et la quantification de structures avec un pouvoir séparateur d'environ 0,5 µm (BERNIER & PONGE, 1994). Il est donc possible à ce grossissement de distinguer la plupart des structures minérales correspondant granulométriquement aux argiles. Cinquante-deux catégories ont été identifiées à la loupe binoculaire et 16 au microscope (BERNIER, 1995).

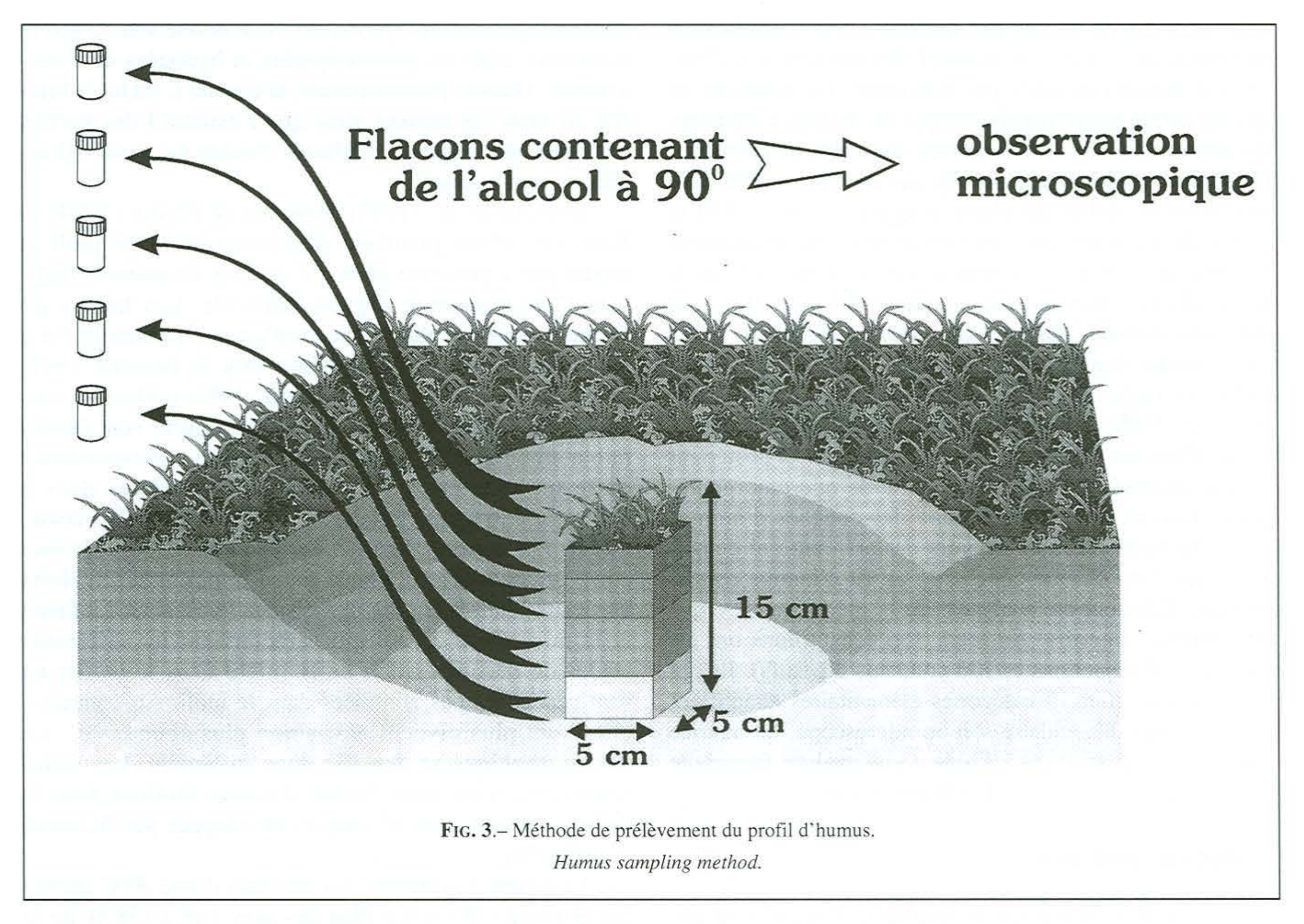


FIG. 3.– Méthode de prélèvement du profil d'humus.
Humus sampling method.

Des mesures quantitatives de la composition de chacune des couches sont réalisées à l'aide de la méthode du comptage par points (JONGERIUS, 1963). Cette méthode consiste à comptabiliser des observations ponctuelles dont la position est déterminée par une grille de points superposée à l'échantillon. Au moins 200 mesures sont requises pour avoir une précision de 0.5 % dans les estimations. Le résultat est une mesure de la surface occupée par chaque composant de la couche étudiée. Si l'on considère que la surface observée est un échantillon représentatif de la couche considérée, il y a alors une stricte correspondance entre surface et volume.

STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE

Face à la grande diversité des éco-unités de chaque station, il était impossible, faute de temps, de les échantillonner plusieurs fois. Étant donné que chaque éco-unité renseigne sur une étape particulière de la dynamique forestière, le choix a été fait de préserver la diversité des éco-unités étudiées au détriment d'une connaissance de la variabilité des profils d'humus à l'intérieur de chaque éco-unité. BERNIER (1995) a mis en évidence que l'essentiel de la variabilité des formes d'humus échantillonné était attribuable à la structuration en mosaïque de l'écosystème. L'éco-unité possède souvent une organisation concentrique (OLDEMAN, 1990), la périphérie pouvant être considérée comme un "écotone" avec d'autres éco-unités. C'est pour éviter les interférences entre deux éco-unités adjacentes que l'échantillonnage des humus est effectué au centre "physiologique" de chacune. La possible influence de la proximité d'un tronc d'arbre (ZINKE, 1962) est également évitée en se plaçant systématiquement à équidistance des troncs lorsque cela est possible (exception faite de l'échantillonnage sous des arbres isolés). Enfin, une attention particulière est donnée à la variabilité microtopographique de la zone de prélèvement, car toute irrégularité de terrain est susceptible d'influencer le dépôt de litière, l'écoulement des eaux, etc. (TAN, 1988). L'échantillonnage n'est donc pas aléatoire. Il tient compte de l'observation à l'œil des surfaces les plus représentatives de chaque éco-unité.

MÉTHODE D'ANALYSE DES PEUPLEMENTS DE VERS DE TERRE ET DE LEURS RÉGIMES ALIMENTAIRES.

Le peuplement de vers de terre a été échantillonné dans chaque éco-unité étudiée le plus près possible du profil d'humus prélevé. Cet échantillonnage a été réalisé

selon la méthode décrite par BOUCHÉ (1969): application de formol suivie par un tri manuel. Six surfaces de 0,25 m^2 ont été échantillonnées par éco-unité. La méthode de quantification micromorphologique des humus a été adaptée afin de réaliser simultanément une étude des contenus intestinaux et des déjections. Ce travail a été réalisé dans une unité en début de phase d'aggradation à 1 550 m d'altitude. Le peuplement de vers de terre était en majorité constitué de *Lumbricus terrestris* (LINNÉ, 1758) (10 individus étudiés), *Aporrectodea nocturna* (EVANS, 1946) (10 individus étudiés), *Aporrectodea icterica* (SAVIGNY, 1826) (10 individus étudiés), *Aporrectodea caliginosa* (SAVIGNY, 1826) (4 individus étudiés) et *Lumbricus castaneus* (SAVIGNY, 1826) (1 individu étudié). Pour chaque individu, les contenus du gésier, de l'intestin antérieur et postérieur ont été analysés à l'aide de la méthode micromorphologique mise au point pour l'étude des couches d'humus. Dix déjections récentes de vers de terre ont été échantillonnées dans chaque couche du profil d'humus correspondant. Elles ont été analysées de la même manière que les contenus digestifs. Au total, 166 échantillons ont été analysés (60 déjections et 106 contenus digestifs). Ils ont permis d'identifier 79 catégories élémentaires quantifiées soit à la loupe binoculaire soit au microscope. La matrice résultante a été analysée à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances ou AFC (BERNIER, 1995).

LE PROFIL D'HUMUS

Le profil d'humus est la résultante d'apports, d'une dispersion ainsi que d'une réorganisation de la matière organique et de la matière minérale sous l'influence prépondérante de l'activité biologique et du lessivage. L'anisotropie verticale du profil d'humus (BERNIER, 1996) dépend donc des transports biologiques de matière, de la gravité et de la surface interne de la porosphère (VANNIER, 1987). Le plan horizontal est par contre en général beaucoup plus homogène (du moins si l'on considère une surface limitée).

Les formes d'humus : classification et fonctionnement

MÜLLER (1889) a été un des premiers à distinguer parmi les formes d'humus le mull (= terreau) du mor ou torf (= tourbe). Depuis, la classification des formes d'humus a été souvent débattue (ROMELL & HEIBERG, 1931) et étoffée d'une troisième catégorie (moder = pourriture) caractérisée par une forte activité animale épigée sans incorporation organo-minérale. BAL (1970), BABEL (1975) et GREEN *et al.* (1993) ont contribué à éclaircir cette classification en prenant appui sur les éléments biologiques dominant le profil d'humus. Depuis HESSELMANN (1926) l'identification des couches s'appuie sur les mêmes critères (KUBIENA, 1953, BAL, 1970, BABEL, 1971, BRUN, 1978, GREEN *et al.*, 1993, JABIOL *et al.*, 1995). Seule la couche L pose un réel problème étant donné son caractère transitoire entre les parties épigées et hypogées de l'écosystème. Dans le présent travail, la couche L inclut la totalité du tapis de mousse ainsi que l'essentiel des parties aériennes des végétaux herbacés (seules les parties dressées en sont exclues).

BERNIER *et al.* (1993), BERNIER & PONGE (1994) et BERNIER (1996) justifient la distinction entre mull et moder par la présence ou non d'espèces fouisseuses réalisant l'incorporation organo-minérale. Les humus de forme moder ont un réseau trophique strictement lié à leur organisation verticale (KENDRICK & BURGES, 1962, LIONS & GOURBIERE, 1988, PONGE, 1991a). Dans ce cas, les déplacements verticaux de matière figurée sont de très faible amplitude. Il y a donc une étroite correspondance entre les séquences verticales et temporelles dues à l'accumulation superficielle de matériel végétal (PONGE, 1984). Par contre, l'humus de forme mull possède une autre organisation, dominée par d'importants transferts verticaux réalisés par les organismes fouisseurs. La faune et la microflore du sol qui caractérisent les différents stades de décomposition de la litière dans le moder ne sont cependant pas éliminées dans le mull. Au contraire, elles sont plus diversifiées, sinon plus abondantes. Le réseau trophique se densifie donc fortement. Les différences observées entre formes d'humus étoffent donc la théorie des stratégies cénotiques développée par BLANDIN *et al.* (1976).

La figure 4 synthétise les résultats d'une AFC décrite par BERNIER (1995). Le plan des axes 1 et 2 (38 % de la variance totale) met en correspondance l'organisation verticale d'un profil d'humus de type mull et le peuplement de vers de terre. L'analyse simultanée des contenus intestinaux et des déjections de vers de terre met en évidence quatre types différents de comportement. Parmi les deux espèces se nourrissant de fragments végétaux (détritivorie) on distingue *L. castaneus* qui a un régime strictement organique et *L. terrestris* qui consomme aussi du matériel minéral en explorant le profil sur de grandes profondeurs. *A. caliginosa* et *A. nocturna* se nourrissent de déjections de vers de terre (coprophagie). Enfin *A. icterica* ingère principalement du matériel à forte teneur minérale provenant du bas du profil. Ces résultats confirment la distinction des groupes écologiques érigés par BOUCHÉ, (1972) bien qu'*A. nocturna* (classé parmi les anéciques) ait un contenu intestinal très voisin de *A. caliginosa* (classé parmi les endogés). Par contre les deux espèces reconnues comme endogées (*A. caliginosa* et *A. icterica)* ont des régimes alimentaires très différents, justifiant la distinction entre espèces poly- et oligo-humiques réalisée par LAVELLE (1988). Ces résultats confirment l'hypothèse de relations synergiques entre les différentes espèces de vers de terre vivant dans le même profil d'humus émise par SHAW & PAWLUK (1986) et BERNIER & PONGE (1994),

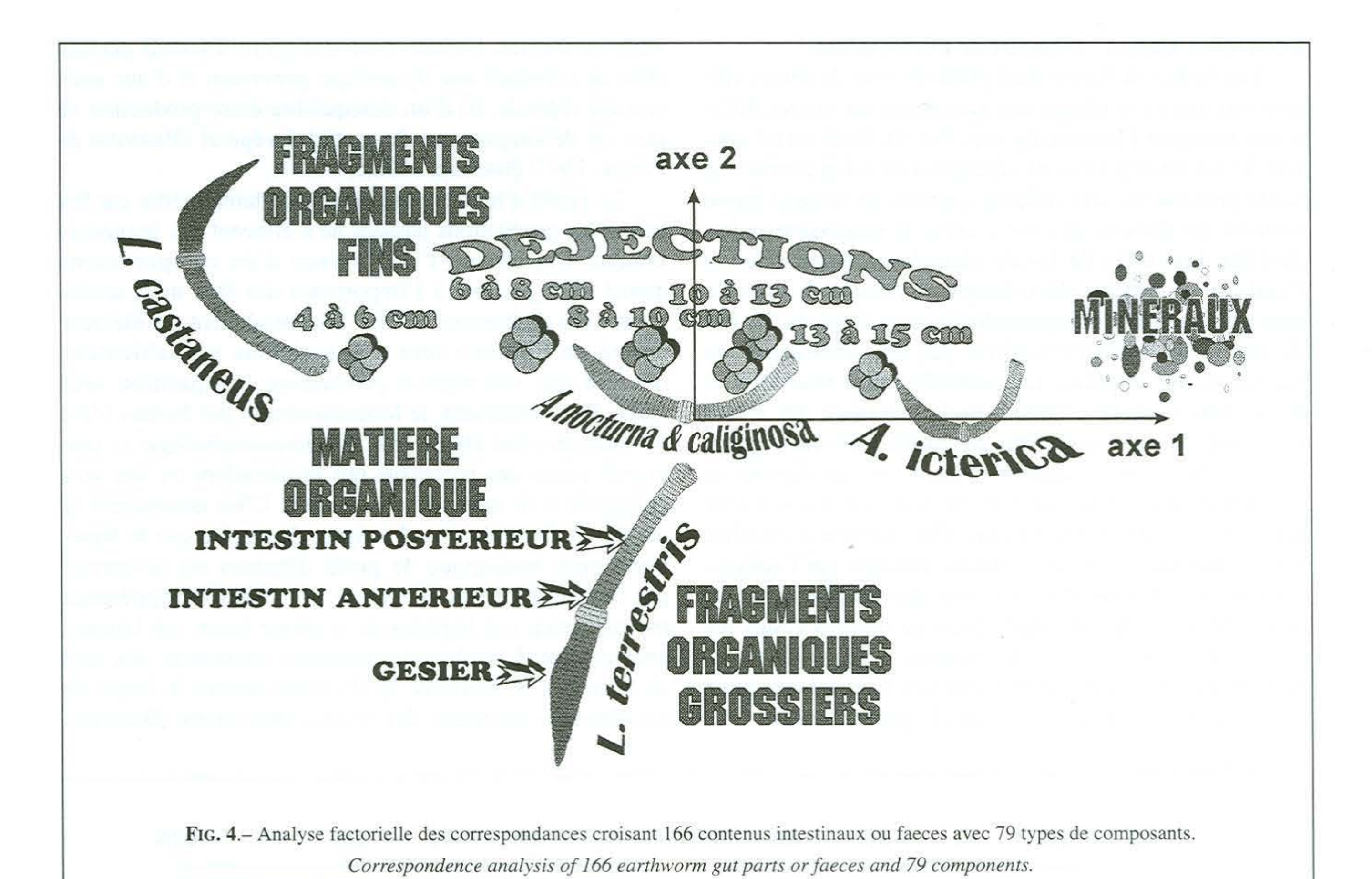


FIG. 4.– Analyse factorielle des correspondances croisant 166 contenus intestinaux ou faeces avec 79 types de composants.
Correspondence analysis of 166 earthworm gut parts or faeces and 79 components.

l'habitat de l'une étant dépendant de l'activité des autres. Le profil d'humus de forme mull résulte donc de la combinaison des diverses activités d'espèces sympatriques de vers de terre. En effet, les activités de creusement, d'ingestion, de défécation, d'enfouissement actif et passif d'éléments de la litière, concourent à l'incorporation des différentes catégories de matière organique dans le substratum minéral. Le mull possède donc des caractères ou propriétés qui évoluent sans transition et très progressivement avec la profondeur.

Clés pour l'interprétation et la simplification du profil d'humus

L'étude comparée des litières de conifère mixtes (épicéa et mélèze) met en évidence une évolution comparable des aiguilles de ces deux espèces (BERNIER, 1992). Le devenir des aiguilles n'est pas différent non plus de celui des brindilles et des écailles de conifères. Si une distinction importante doit être effectuée à l'intérieur du compartiment litière, celle-ci doit plutôt concerner les stades de décomposition, quel que soit le type de litière. La séparation des aiguilles entières et fragmentées est donc suffisante pour situer le niveau d'activité de la faune, quelque soit l'essence résineuse. La disparition de la litière alimente principalement les compartiments "déjections holorganiques" et "agrégats organo-minéraux" car, dans tous les cas, les deux distributions s'avèrent interdépendantes. Les compartiments "litière résineuse intacte", "litière résineuse fragmentée" et "déjections" (holorganiques ou organo-minérales) ont donc des relations génétiques. L'étude de ces trois compartiments renseigne donc sur les modalités de transformation de la litière ainsi que sur le degré d'incorporation de la matière organique à la matière minérale.

La distribution du compartiment racinaire n'est jamais en rapport avec les quantités de matière organique fine (holorganique ou organo-minérale) (BERNIER, 1992). Le système racinaire des conifères n'est donc pas une source majeure de matière organique pour les processus de décomposition. Si le fonctionnement du profil d'humus ne semble pas être influencé par la distribution verticale du compartiment racinaire, le contraire n'est cependant pas vrai. Une vue d'ensemble de tous les profils d'humus permet de constater que la répartition du système racinaire dépend de la forme d'humus. Lorsque l'humus est très stratifié, le système racinaire est très superficiel, alors que dans les humus recelant une activité fouisseuse importante, il se répartit sur l'ensemble du profil.

Le profil d'humus : mémoire de l'écosystème

Les humus de forme mull prélevés sous de jeunes épicéas ont mis en évidence une succession de litières différentes retraçant l'histoire du site (FIG. 5). Sous un tel couvert, le sol est dépourvu de végétation au sol et pourtant, à faible profondeur, une certaine quantité de mousse morte subsiste. En dessous de cette couche, la succession se traduit par des restes de luzule (*Luzula sylvatica* (Huds.) Gaud.) et de canche (*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.), ainsi qu'une quantité importante d'écorce d'épicéa. Le bas du profil est enfin caractérisé par une abondance de racines mortes d'épicéa. La succession ainsi mise en évidence dans le profil d'humus est la suivante : des arbres sont morts (écorce et système racinaire), puis une végétation de type herbacé (luzule et canche) s'est développée au sol, faisant place à un tapis de mousse, qui a à son tour régressé sous les jeunes épicéas. Cet exemple particulier montre que tous les restes végétaux produits par l'écosystème ne sont pas décomposés, bien que cet humus ait un fonctionnement de type mull. Dans ce cas, les restes les plus récalcitrants (rachis de mousse, bases foliaires et feuilles coriaces des herbes, écorce) sont laissés pour compte et peuvent subsister dans le profil pendant plusieurs décennies. L'étude d'un seul profil d'humus permet donc de constater une dynamique provenant i) d'une succession végétale, ii) d'un déséquilibre entre production et taux de décomposition du matériel végétal (BERNIER & PONGE, 1993, BERNIER, 1996).

Le profil d'humus possède une certaine inertie car les traces des productions passées ne s'effacent pas immédiatement. Cependant, l'importance d'un compartiment donné n'est pas liée à l'importance des flux mais seulement à des différences de flux. Par conséquent, un élément donné de l'humus sera d'autant plus probablement observé que son rapport production / disparition sera élevé. Par conséquent, le fonctionnement des humus n'est qu'indirectement abordé par la micromorphologie et une grande partie des processus qui se déroulent en son sein échappent à ce mode d'investigation. C'est notamment le cas de la minéralisation. La figure 5 suggère que le fonctionnement biologique du profil d'humus est déterminé par la litière la plus appétente, les litières d'appétence moindre étant soit ingérées de la même façon soit laissées pour compte. L'analyse des contenus intestinaux des vers de terre met en évidence qu'ils sélectionnent la litière de conifères au détriment des résidus muscinaux (BERNIER,

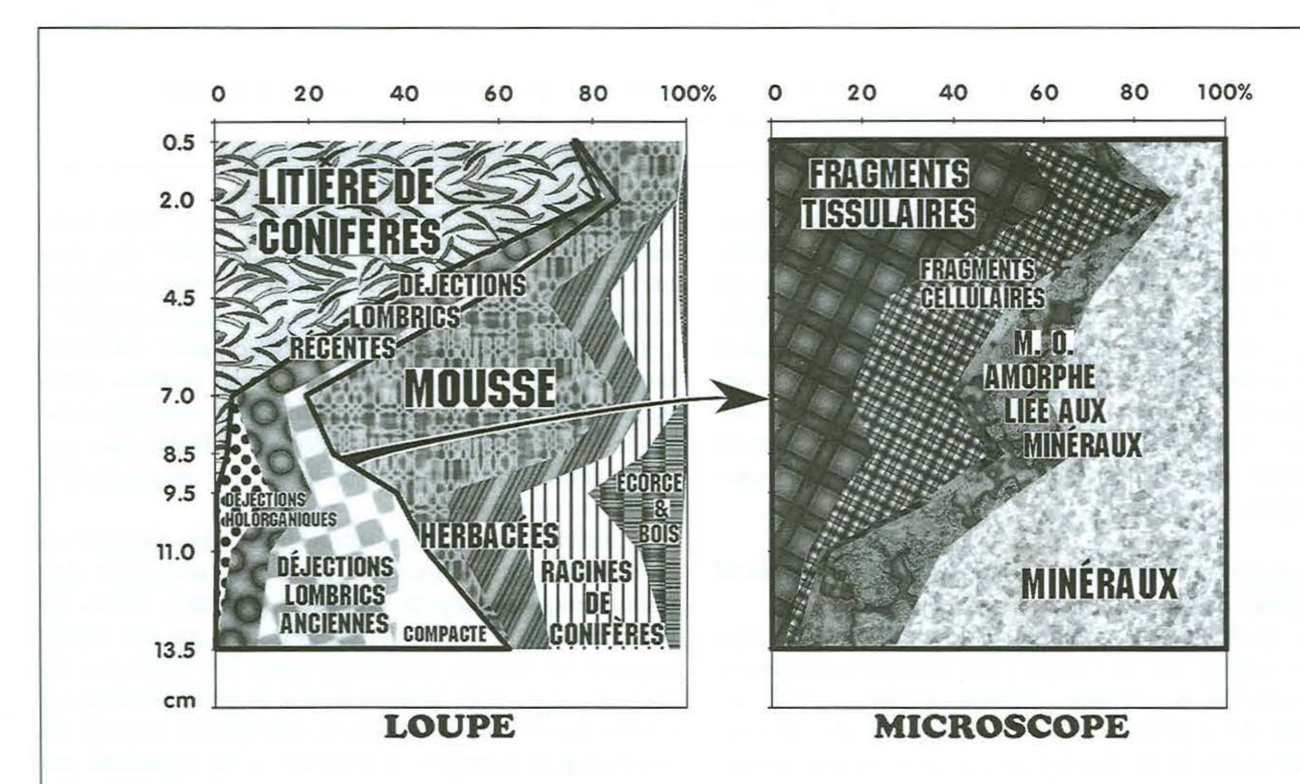


FIG. 5.– Profil d'humus sous épicéas de 30 ans, en début de phase de croissance, après la fermeture de la canopée (station située à 1 550 m d'altitude). DÉJECTIONS LOMBRICS RÉCENTES = Déjections organo-minérales récentes de lombrics. DÉJECTIONS LOMBRICS ANCIENNES = Déjections organo-minérales anciennes de lombrics. COMPACTE = Matériel organo-minéral à structure compacte.

Humus profile under 30-year-old spruce trees, early growth phase after canopy closure (site located at 1 550 m altitude). DÉJECTIONS LOMBRICS RÉCENTES = Recent earthworm organo-mineral faeces. DÉJECTIONS LOMBRICS ANCIENNES = Old earthworm organo-mineral faeces. COMPACTE = Compact organo-mineral material.

1995). Par conséquent, la litière de mousse sensu lato est plus abondante que celle de l'épicéa malgré son ancienneté et la suppression des apports. Dans une litière mixte de pin sylvestre et de mousse (*Scleropodium purum*) PONGE (1991b) avait également noté une discrimination par la faune entre ces deux composants.

En conclusion, la quantité d'information disponible au sein d'un profil d'humus s'accroît d'une dimension temporelle. Le profil d'humus intègre diverses activités animales, végétales et microbiennes sur plusieurs années voire décennies. L'observation de ce profil apporte un degré de confiance supplémentaire aux données biocénotiques, qui ne représentent qu'une mesure instantanée. Le profil d'humus est une mémoire de l'écosystème non seulement parce que sa stratification verticale retrace une séquence temporelle végétale mais aussi parce qu'elle conserve ou accumule des traces d'activité passée de la faune et de la microflore (ZACHARIAE, 1965, BAL, 1970).

Le profil d'humus : vers une modélisation

BERNIER (1996) met en évidence le rôle des transports verticaux et de l'incorporation organo-minérale dans la détermination des formes d'humus. La figure 6 présente un modèle conceptuel qui décrit à la fois les différences de fonctionnement entre le moder et le mull mais aussi la destinée de différentes litières dans un même profil d'humus selon leur degré d'appétence pour les vers de terre. La différence fondamentale qui réside entre les deux modes d'incorporation et de décomposition est le déplacement vertical de la matière. BERNIER (1996) émet l'hypothèse que les déplacements au sein des profils d'humus sont de nature probabiliste : un élément a autant de chances d'être transporté vers le haut que vers le bas. Ces mouvements erratiques, associés à l'arrivée constante mais unidirectionnelle de nouveaux matériaux (litière) produisent un mouvement apparent vers le bas des différents éléments organiques de l'humus. En l'absence de tels déplacements, la matière évolue sur place et se transforme progressivement.

Dans ce schéma (FIG. 6) le système racinaire est symbolisé par une flèche inclinée pour décrire son mode de pénétration au sein du profil d'humus. La pointe de la flèche positionne l'optimum de développement du système racinaire, l'amplitude de la pointe de la flèche matérialise le degré de sélectivité verticale du système racinaire. L'inclinaison de la flèche matérialise la direction

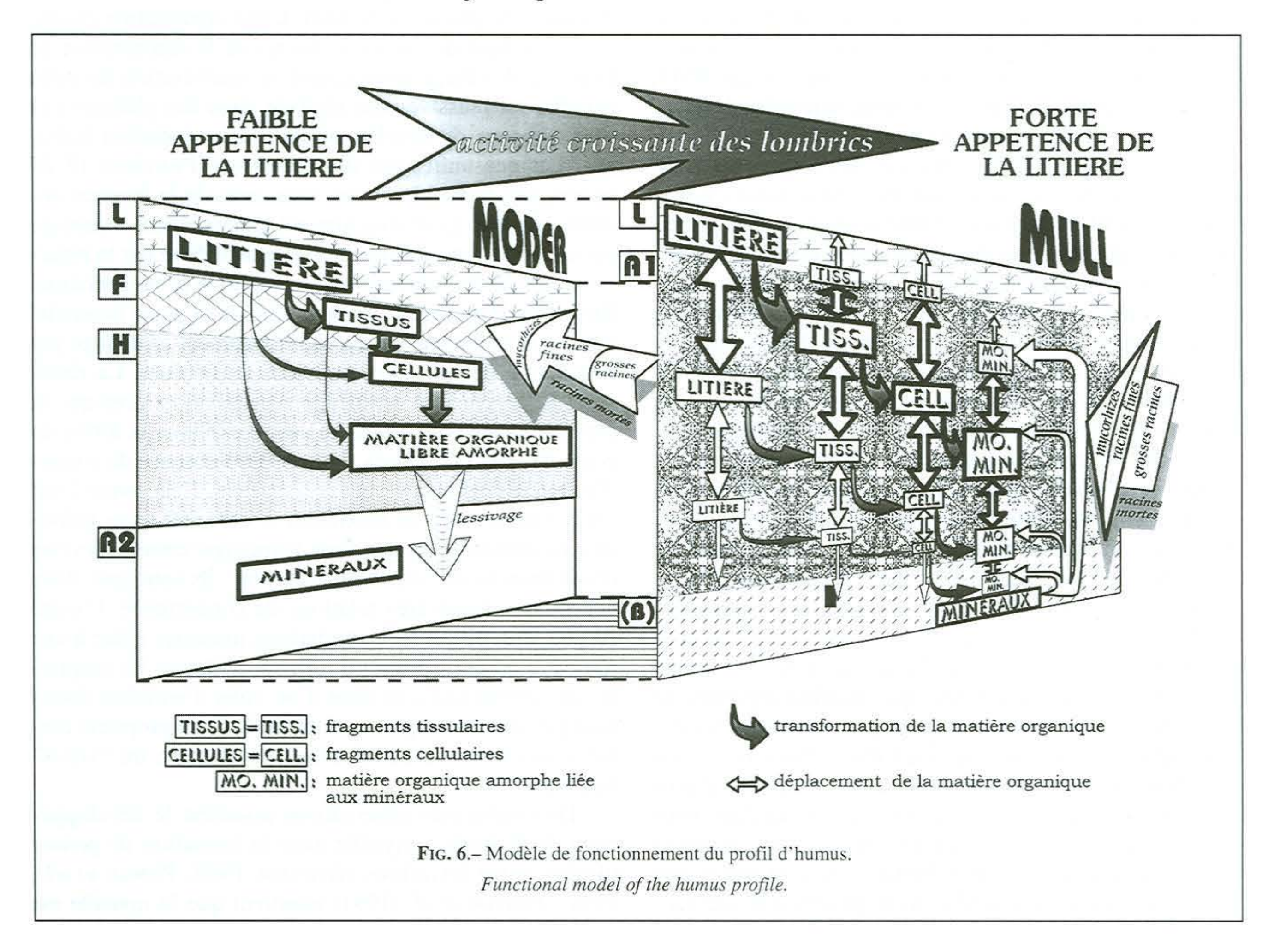


FIG. 6.– Modèle de fonctionnement du profil d'humus.
Functional model of the humus profile.

préférentielle de croissance du système racinaire, due au mouvement apparent des couches d'humus. Ainsi d'un temps t à un temps t + 1, une racine donnée sera passée du statut de racine vivante à celui de racine morte et se situera plus bas dans le profil.

HÉTÉROGÉNÉITÉ DES PROFILS D'HUMUS ET DYNAMIQUE FORESTIÈRE

BERNIER *et al.* (1993), BERNIER & PONGE (1994) et BERNIER (1996) ont mis en évidence les liens dynamiques qui unissent les diverses formes d'humus échantillonnées sur une surface limitée de la forêt. La mosaïque des profils d'humus est principalement déterminée par la dynamique de l'écosystème forestier.

La dynamique forestière

WATT (1947) a été l'un des premiers à introduire la notion d'évolution cyclique des écosystèmes en se basant notamment sur l'observation de processus situés au niveau des peuplements. Avant cette publication les processus dynamiques étudiés décrivaient une maturation unidirectionnelle d'écosystèmes nouveaux ou rajeunis vers un état stationnaire nommé climax (CLEMENTS, 1916). MILES (1979) généralisa à l'ensemble des écosystèmes, les processus de transformation décrits par WATT, tout en critiquant fortement le parallélisme entre développement d'un écosystème et d'un organisme tel que l'envisageait CLÉMENTS (1916). Dès lors, les notions de stabilité et d'équilibre furent sérieusement mises à mal (SPRUGEL, 1991). OLDEMAN (1990) souligna que la principale propriété des écosystèmes forestiers était leur organisation en mosaïque. Tout se passe comme si les différentes phases du renouvellement forestier s'excluaient mutuellement. L'écosystème forestier est donc partagé en surfaces unitaires (= éco-unités) dont les propriétés et les potentialités sont en grande partie déterminées par un événement historique prépondérant : l'évènement-zéro. Cet événement premier n'est pas défini a priori par sa nature, cependant il est la plupart du temps identifié à un (ou des) chablis. Suite à cet événement-zéro, l'éco-unité passe par différentes phases du cycle forestier avant de subir sur toute ou partie de sa surface un nouvel événement-zéro. Les phases du cycle sylvogénétique identifiées par OLDEMAN (1990) sont i) la phase d'innovation (installation des semis), ii) la phase d'aggradation (croissance des arbres), iii) la phase biostatique (stabilité apparente de l'éco-unité) et iv) la phase de dégradation (précédant, accompagnant ou provoquant l'événement-zéro). La mosaïque forestière est constituée d'une collection d'éco-unités se distinguant mutuellement par un décalage temporel particulier par rapport à l'événement-zéro et par la nature ou l'étendue de cet événement. Si l'on admet une relative constance des conditions d'apparition d'une éco-unité (donc des processus aboutissant à l'événement-zéro), la mosaïque forestière ne traduit alors que le fractionnement spatio-temporel du cycle sylvogénétique. La conceptualisation réalisée par OLDEMAN (1990) ne se limite pas à une dynamique de renouvellement de l'écosystème forestier mais replace aussi ce processus par rapport aux théories de la succession. Les différents stades de la dynamique de la mosaïque identifiés par OLDEMAN (1990) sont l'installation, le "precuilibrium", l' "ecuilibrium", l'élimination et l'écroulement. Les deux derniers stades sont supposés résulter d'une perturbation d'ordre majeur qui concerne à la fois les éco-unités "jeunes" et "âgées" de la mosaïque (KUIPER, 1994). Ce processus est situé à un niveau hiérarchique supérieur par rapport aux phases du cycle sylvogénétique.

La forêt de Macot-la-Plagne à 1 550 m d'altitude

Le plan de la station à 1 550 m d'altitude (BERNIER & PONGE, 1994) confirme largement la structure en éco-unités de la forêt étudiée. Bien que l'on soit dans une forêt gérée, les pratiques forestières n'ont pas pris le pas sur les processus naturels qui aboutissent à la structure en mosaïque de phases de la forêt. Cette organisation résulte principalement du caractère discret de la régénération de l'épicéa. À l'étage montagnard la régénération de cette essence est massivement réalisée dans des clairières et s'accompagne du développement d'une végétation herbacée. Les éco-unités ont des diamètres d'environ 15-20 mètres soit la moitié ou les deux tiers de la hauteur des arbres adultes. Leur structure est généralement organisée sur un mode concentrique probablement dicté par la répartition des facteurs favorisant le succès de la régénération. BERNIER (1996) décrit l'organisation de la jeune éco-unité à partir d'un nucleus et son développement centrifuge par installation de nouveaux individus en bordure. La résultante de ce gradient centrifuge d'installation ainsi que la forte croissance des arbres au centre explique la forme en dôme des recrûs d'épicéa (FIG. 7). En l'absence de coupes d'éclaircie pratiquées par les forestiers, l'éco-unité croît tout en maintenant au maximum la cohésion entre individus. La résultante est une forte homologie entre le devenir d'une branche et celui d'un individu : ils sont tous deux dépendants de sévères relations de concurrence. L'unité est peu affectée par les perturbations mineures grâce à une réserve d'arbres réprimés. La figure 8 illustre les propriétés de substitution à la suite d'un volis d'un arbre dominant par un arbre auparavant réprimé. Cette propriété renforce la cohésion des éco-unités et donc du "tissu" forestier.

De nombreuses observations associent le développement de la lande à myrtille avec la formation de petites trouées entre les arbres (BERNIER 1992, PONGE *et al.*, 1994). HESTER *et al.* (1991) montrent que la myrtille est

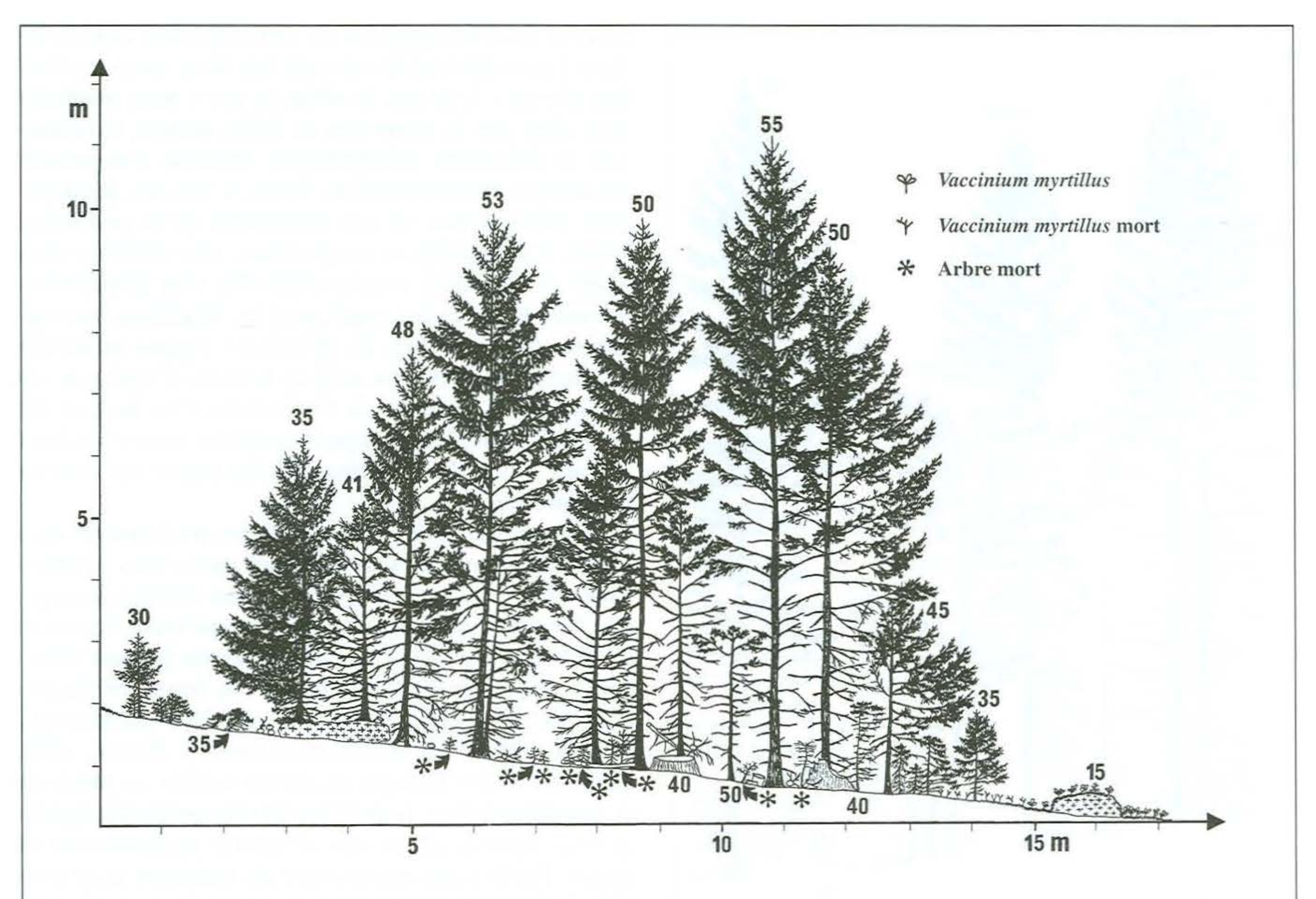


FIG. 7.– Profil d'une éco-unité en début de phase d'aggradation (altitude = 1 550 m). Les nombres correspondent à l'âge des arbres en années et les * correspondent aux arbres morts.

*Transect through an eco-unit at the beginning of the aggradation phase (altitude = 1 550 m). Numbers = age of trees (yrs); * = dead trees.*

plus tolérante à l'ombrage que la canche flexueuse, ce qui ne l'empêche pas d'être une espèce à part entière de la lande supra-sylvatique. De plus, la myrtille se développe généralement de proche en proche par allongement et ramification de son rhizome (FLOWER-ELLIS, 1971, MAUBON *et al.*, 1995). C'est sans doute pour cette raison que la lande à myrtille a tendance à occuper les interstices entre les éco-unités forestières. Cependant, l'absence de régénération de l'épicéa dans les plages de myrtille (ANDRÉ & GENSAC, 1989) aboutit à un isolement relatif de ces deux types de végétation (BERNIER & PONGE, 1993, 1994, BERNIER, 1996) et il est possible d'observer de grandes surfaces occupées par une lande boisée avec de vieux épicéas (ANDRÉ *et al.*, 1990). La dualité des "systèmes" lande et forêt n'est pas sans rappeler ce que PETERS *et al.* (1992) ont observé entre le bambou et le hêtre dans une forêt japonaise. Dans le cas du couple épicéa-myrtille, les hypothèses d'interaction biochimique et de confrontation des systèmes mycorhiziens sont les plus couramment avancées pour expliquer ce phénomène (ANDRÉ & GENSAC, 1989, ANDRÉ, 1994, GALLET, 1992, 1994, PONGE *et al.*, 1994). Des interactions biochimiques ont aussi été démontrées dans des pineraies nordiques à *Empetrum hermaphroditum* (NILSSON & ZACKRISSON, 1992).

La gestion forestière consiste à éclaircir progressivement les peuplements pour que les arbres ne se gênent pas mutuellement et sélectionner les plus beaux individus. Comme les coupes d'exploitation se font pied par pied, l'éclaircie réalisée par les forestiers est en fait constante et homogène quelque soit l'âge de l'épicéa. Les coupes d'exploitation progressives se font avec l'espoir que l'arrivée de lumière au sol améliorera les chances de germination et d'installation d'une nouvelle génération. Cependant, l'observation montre que la plupart du temps ces coupes successives provoquent la destruction des éco-unités et homogénéisent ainsi les structures forestières (BERNIER *et al.*, 1993, BERNIER & PONGE, 1994). Dans la lande boisée, les éco-unités forestières sont fragmentées en autant de micro-éco-unités qu'il reste d'arbres. La lande à myrtille progresse de plus en plus près du tronc des arbres, réduisant les chances de succès de la régénération naturelle.

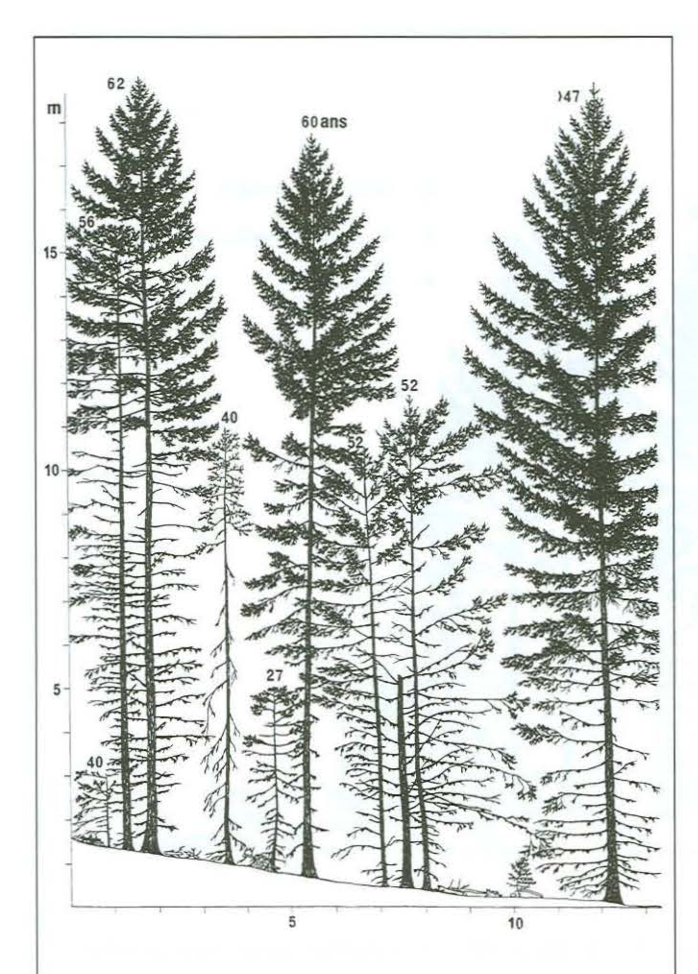


FIG. 8.– Profil d'une éco-unité en fin de phase d'aggradation (même altitude et commentaire que la FIG. 6).

Transect through an eco-unit at the end of the aggradation phase (same elevation and comments as for figure 6).

Dynamique des profils d'humus et interaction avec la dynamique forestière

La grande variabilité des profils d'humus échantillonnés est étroitement liée à l'âge des arbres ainsi qu'à la couverture végétale au sol (BERNIER & PONGE, 1994, BERNIER, 1996). Les figures 9 et 10 montrent les graphes des relations existant entre trois compartiments du profil d'humus pour les huit éco-unités qui forment la chronoséquence de la pessière dans la station à 1 550 m d'altitude. Des éco-unités chronologiquement proches présentent des graphes assez semblables. Ceci est d'autant plus remarquable que des humus d'arbres très âgés (fin de cycle) et très jeunes (début de cycle) n'ont pas des graphes très différents. La mort d'un arbre ne constitue donc pas un événement remarquable au niveau des humus.

L'augmentation de la litière de conifère pendant la croissance de l'arbre ne s'accompagne pas immédiatement d'une production de déjections holorganiques. À 50 ans, le matériel fécal holorganique est surtout présent superficiellement et en faible proportion au sein de la litière (production récente). À 60 ans, le début du profil reste semblable mais alors que la proportion de litière décroît, la proportion de déjections holorganiques continue d'augmenter (production et accumulation). Enfin, à 160 ans, les déjections holorganiques ne sont abondantes qu'en profondeur (restes d'accumulation uniquement). Les relations entre litière et déjections organo-minérales sont globalement inverses de celles qui impliquent les déjections holorganiques. La proportion de déjections organo-minérales diminue avant même que celle de la litière d'épicéa ne soit importante. À l'inverse, la restauration d'un horizon A1 constitué de déjections organo-minérales dans l'éco-unité 160 ans se fait dès la surface au sein même des couches holorganiques.

Les propriétés des humus de forme mull trouvés dans les sites d'innovation sont en grande partie liées à l'abondance des vers de terre (FIG. 11). Ces derniers incorporent la matière organique à la matière minérale au sein de l'horizon A1 (matière organique amorphe liée aux minéraux), stabilisent la structure sous la forme de macroaggrégats et améliorent ainsi les propriétés physico-chimiques du profil d'humus (SHIPITALO & PROTZ, 1989, BERNIER, 1996). Lorsque les arbres entrent en phase de croissance intense, le profil d'humus perd très rapidement la majorité de ses vers de terre et se transforme en moder. Pendant une courte phase de transition, il est possible d'observer un horizon A1, constitué principalement de vieilles déjections de lombrics, surmonté d'une mince couche H (BERNIER, 1996). Cette phase de transition est aussi caractérisée par une destruction des micro-assemblages organo-minéraux et par un entraînement en profondeur du matériel organique ainsi dissocié de la matrice minérale (FIG. 11). L'horizon H du moder est très largement coprogène. Le matériel fécal abandonné par la faune épigée est essentiellement constitué de fragments tissulaires grossiers. Dès la fin de la période de forte croissance des arbres, des dépôts superficiels de déjections organo-minérales de vers de terre sont de nouveau détectables. Cette activité est principalement due à l'expansion de l'espèce fouisseuse *L. terrestris* (BERNIER & PONGE, 1994).

Le profil d'humus de la lande à myrtille est caractérisé par une couche H épaisse et compacte. La rareté des boulettes fécales est typique des humus de forme mor (humimor, GREEN *et al.*, 1993). L'analyse microscopique met en évidence que cette couche est constituée majoritairement de matériel organique amorphe libre cimentant des fragments végétaux. Les couches H des profils d'humus prélevés sous épicéa et sous lande à myrtille ne sont donc pas de même nature. L'originalité de cet humus confirme le statut particulier de la lande à myrtille au sein de la dynamique forestière (PONGE *et al.*, 1994).

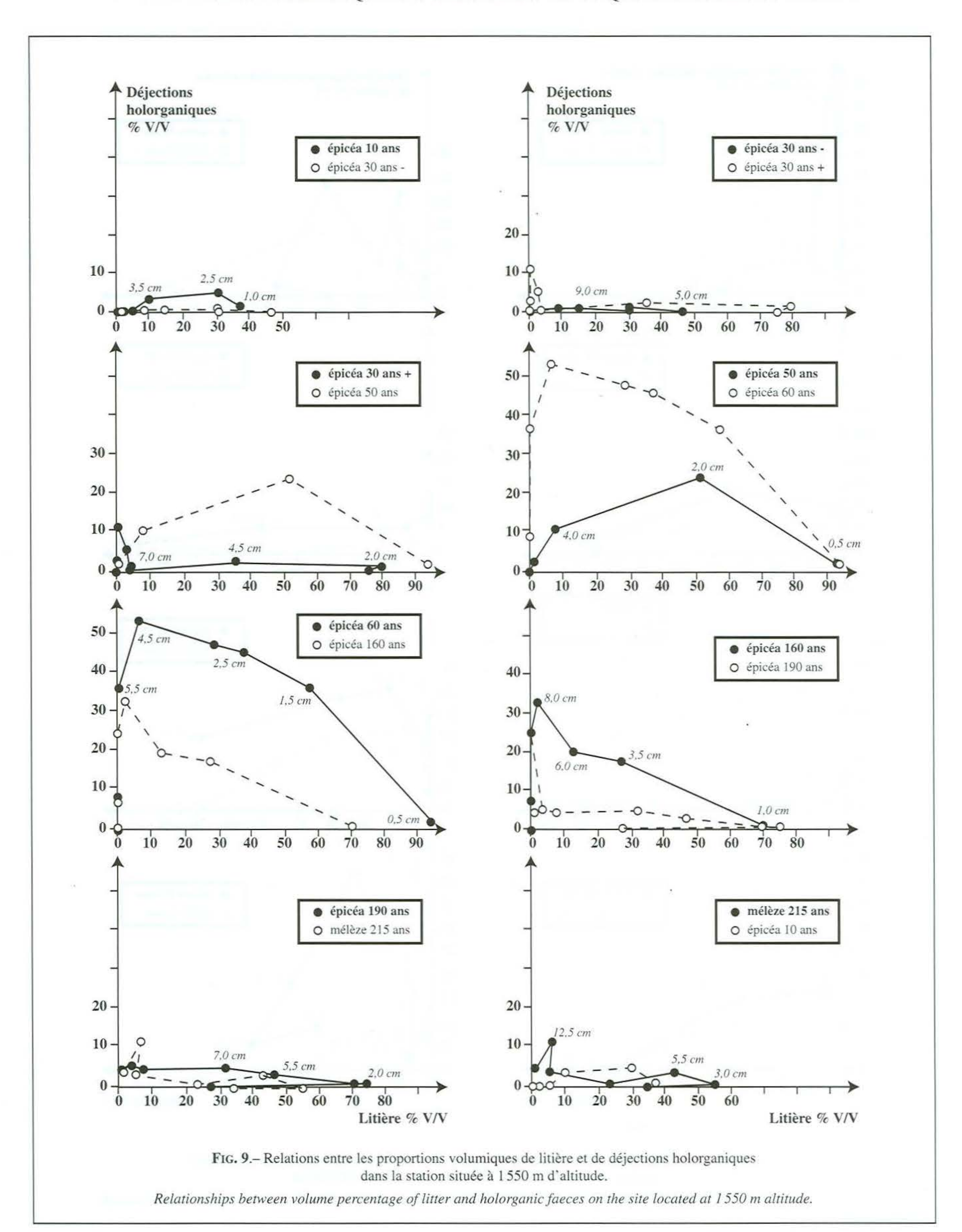


FIG. 9.– Relations entre les proportions volumiques de litière et de déjections holorganiques dans la station située à 1 550 m d'altitude.

Relationships between volume percentage of litter and holorganic faeces on the site located at 1 550 m altitude.

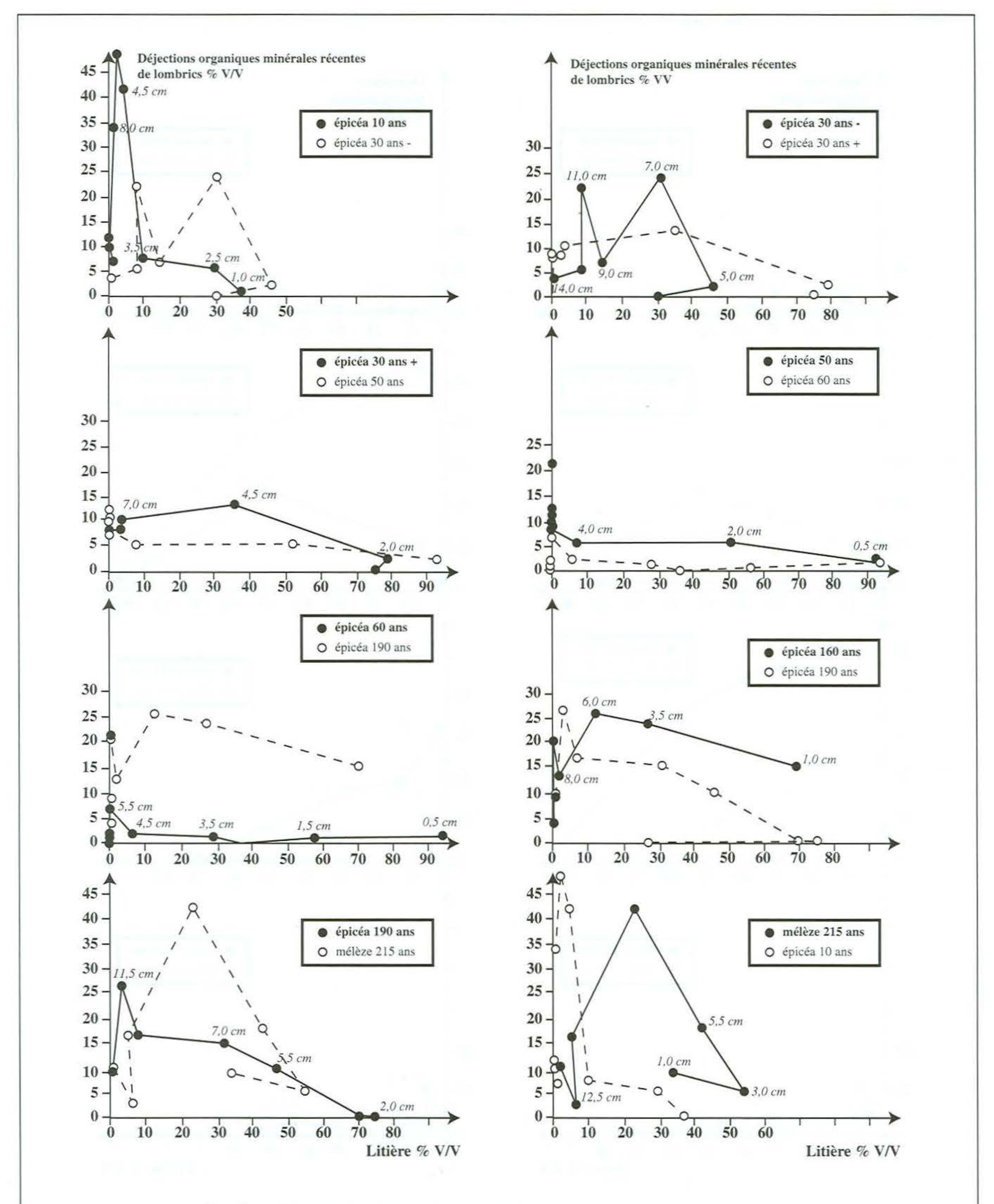


FIG. 10.– Relations entre les proportions volumiques de litière et de déjections organo-minérales récentes de lombrics dans la station située à 1 550 m d'altitude.

Relationships between volume percentage of litter and earthworms organo-mineral faeces in the site located at 1 550 m altitude.

Répartition des vers de terre et forme d'humus

La distribution spatiale de *L. terrestris* au sein d'une mosaïque de formes d'humus a été reconstituée dans des cages grillagées enterrées dans la station située à 1 550 m d'altitude (BERNIER, 1996). Le résultat de l'expérience, qui a duré 9 mois, met en évidence la nette préférence de *L. terrestris* pour le mull à herbacées et des effectifs remarquablement faibles dans l'humus formé sous l'éco-unité "épicéa 60 ans". BERNIER & PONGE (1994) montrent que *L. terrestris* persiste en faible densité dans le mor de la lande à myrtille. Comme aucune incorporation organo-minérale n'est observée dans cette forme d'humus, cette espèce a sans doute dans ce cas un comportement épigé. L'expérience met en évidence que la densité de cette espèce dans chaque élément de la mosaïque est déterminée par un taux de mortalité spécifique. La mortalité observée au cours de cette expérience (38 %) masque probablement la migration de certains individus d'un humus vers un autre plus favorable. La régulation des populations de *L. terrestris* est fonction du profil d'humus, qui détermine la capacité limite du milieu. Les vers de terre conditionnent le profil d'humus qui en retour affecte leur densité. Le caractère pionnier de *L. terrestris* dépend donc i) de sa faculté d'adaptation à des humus de type moder voire mor en se comportant comme un épigé, ii) de sa faculté de transformer le profil colonisé en un mull.

DYNAMIQUE DES PROFILS D'HUMUS ET LIMITE SUPRA-FORESTIERE

Évolution et limite de la dynamique des profils d'humus avec l'altitude

La dynamique des humus de l'étage montagnard subit des modifications avec l'altitude (BERNIER, 1996). Cependant, les principales tendances décrites à 1 550 m se retrouvent dans les deux autres stations étudiées à l'étage montagnard (950 et 1 750 m). Les mécanismes conduisant à la plasticité des profils d'humus sont donc extrapolables au moins à l'ensemble de la pessière montagnarde, à l'exclusion des pessières à mégaphorbiaie et des pessières à gros blocs. La période caractérisée par des humus de forme moder est peu durable à l'étage montagnard inférieur (950 m), et la phase biostatique recèle le maximum de vers de terre fouisseurs. À cette altitude, la dynamique des humus s'accompagne de modifications importantes du pH calquées sur la dynamique des populations de lombrics. À 1 550 m d'altitude, la proportion relative des humus de forme mull avoisine celle des humus de forme moder. L'optimum du mull se déplace de la phase biostatique vers la phase d'innovation. Dès cette altitude, le pH reste constamment acide quels que soient les changements de forme d'humus, alors que la couche H du moder s'est considérablement épaissie. Enfin, à l'étage montagnard supérieur (1 750 m d'altitude), la disparition des vers de terre fouisseurs conduit à l'élaboration d'un humus très voisin du fibrimor (accumulation d'une litière peu transformée et réduction de la couche H). En outre, la formation du mull est plus lente à cette altitude. Le mull typique n'est observé qu'en début de phase d'aggradation. Dans ce cas, la régénération a dans un premier temps lieu sur les souches ou troncs pourris avant de se propager dans l'humus influencé par le développement des épicéas et gagné sur la lande à myrtille.

Dans la station située à 1 550 m d'altitude, les changements de forme d'humus sont mis en relation avec les changements de densité des vers de terre (FIG. 11).

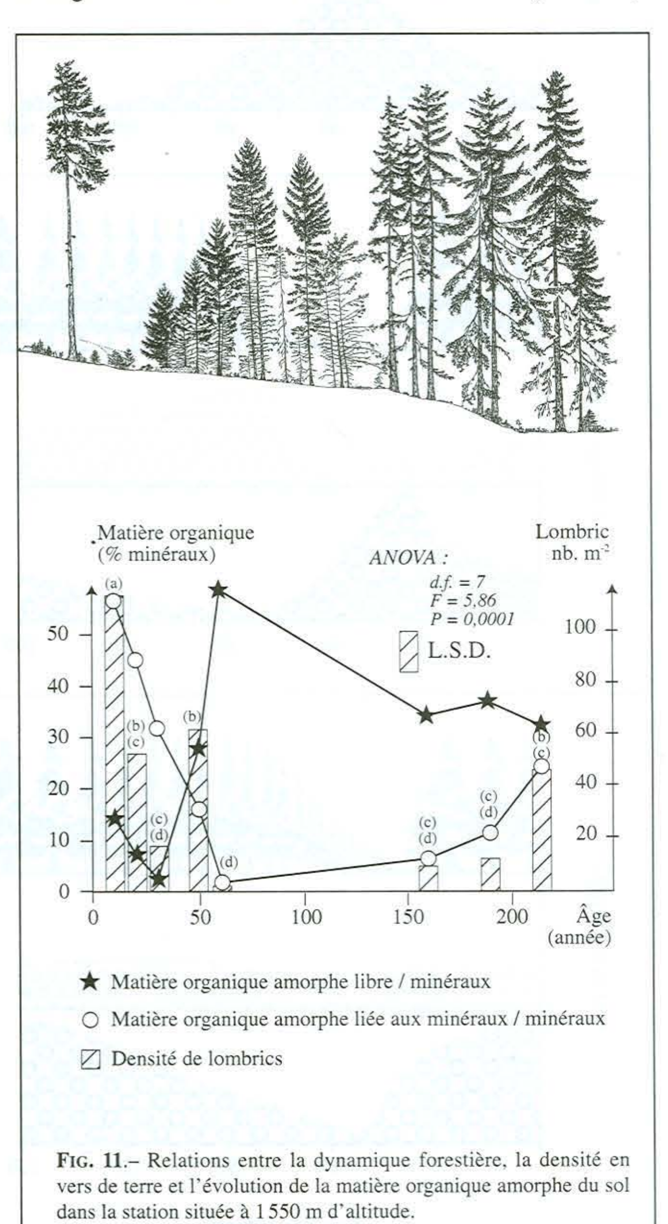


FIG. 11.– Relations entre la dynamique forestière, la densité en vers de terre et l'évolution de la matière organique amorphe du sol dans la station située à 1 550 m d'altitude.

Relationships between forest dynamics, earthworm density and changes in soil amorphous organic matter on the site located at 1 550 m altitude.

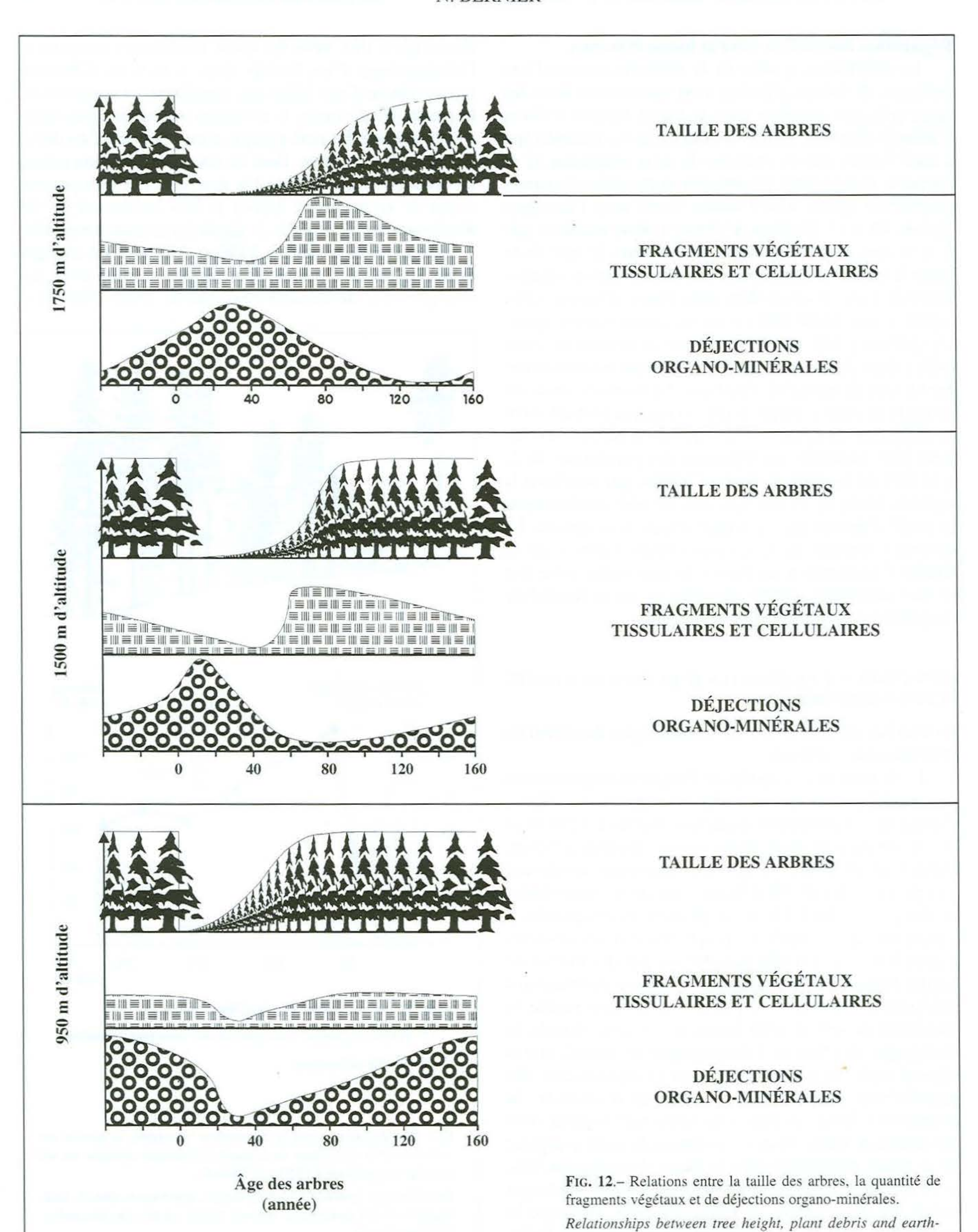


FIG. 12.– Relations entre la taille des arbres, la quantité de fragments végétaux et de déjections organo-minérales.

Relationships between tree height, plant debris and earthworm organo-mineral faeces.

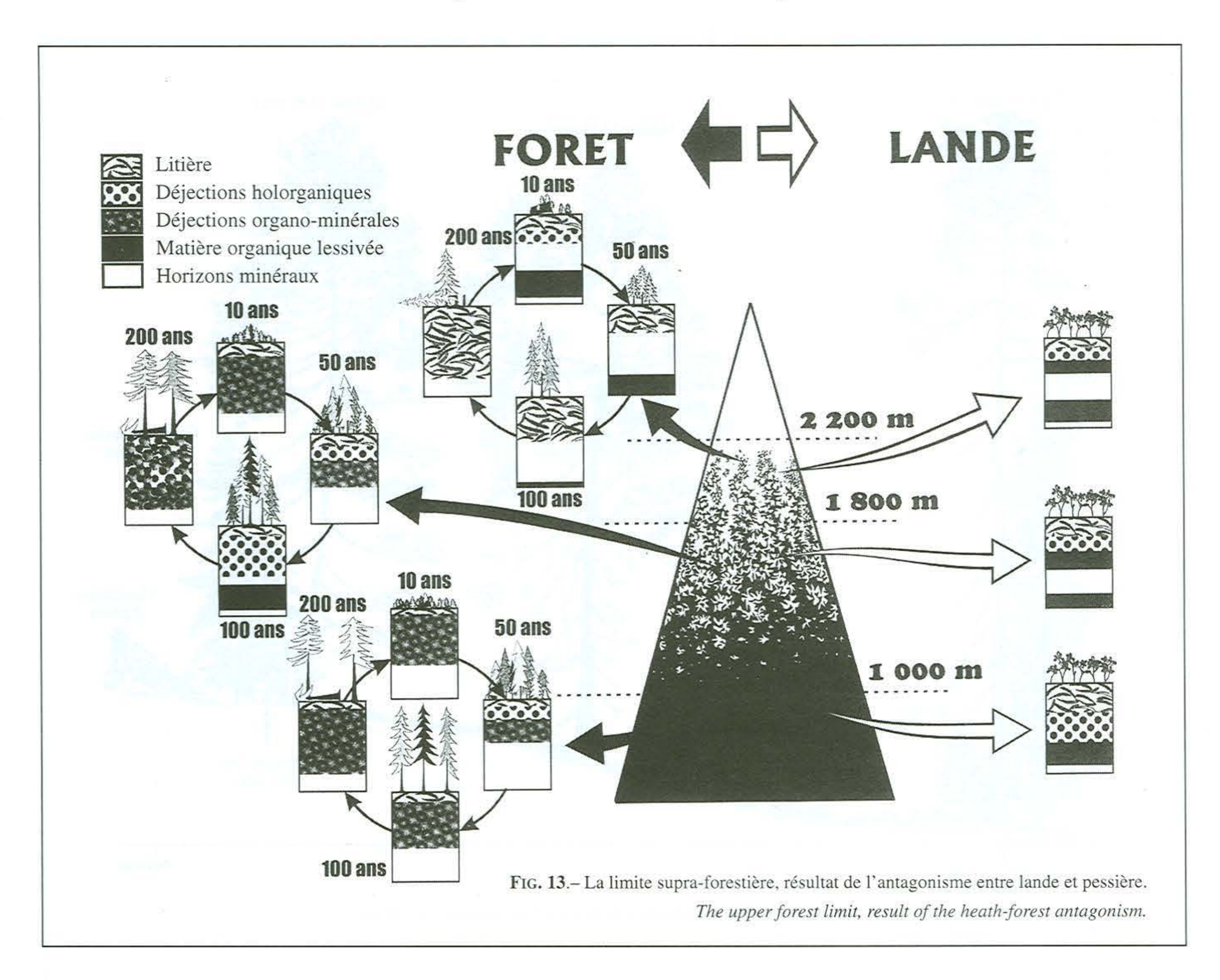


FIG. 13.– La limite supra-forestière, résultat de l'antagonisme entre lande et pessière.
The upper forest limit, result of the heath-forest antagonism.

BERNIER (1996) met en évidence le lien entre la densité des populations de vers de terre et les volumes de déjections de ces animaux. La figure 12 met en évidence que dans les trois premières stations du gradient altitudinal, l'accumulation d'une matière organique fragmentée mais peu humifiée au sein des profils d'humus accompagne la croissance des épicéas. Des volumes importants de déjections organo-minérales de vers de terre vont de pair avec cette accumulation à 950 m d'altitude alors qu'a 1750 m ces deux catégories varient en sens contraire. BERNIER (1996) apporte la démonstration que le profil d'humus ne présente jamais un bilan équilibré des activités de tous les organismes qui le composent. Les modifications de la forme d'humus ne sont pas provoquées par l'accumulation de matière organique non décomposée mais sont associées aux périodes de croissance de l'épicéa par l'intermédiaire des variations des peuplements de vers de terre. BERNIER (1996) avance l'hypothèse d'un contrôle des populations de vers de terre par l'absorption racinaire des ressources minérales du sol.

VERS UNE REDÉFINITION DE LA LIMITE SUPRA-FORESTIÈRE

L'observation de l'antagonisme entre lande et forêt à une altitude donnée et l'augmentation très progressive des surfaces occupées par la lande à myrtille de l'étage montagnard à l'étage subalpin (BERNIER & PONGE, 1993, 1994, BERNIER, 1996) permettent de redéfinir la limite supérieure de la forêt. Cet antagonisme sépare la pessière à myrtille en deux écosystèmes étroitement imbriqués (FIG. 13). Cette hypothèse est supportée par le partage du territoire très précis entre éco-unités forestières et lande. Ainsi, vers 1550 m d'altitude, la limite forestière serait déjà étudiable puisque matérialisée par l'écotone entre éco-unités forestières et lande. La lande à myrtille possède des profils d'humus remarquablement comparables d'une altitude à l'autre. L'amincissement des profils d'humus sous myrtille avec l'altitude (BERNIER, 1992) contraste fortement avec l'accumulation croissante de litière dans les éco-unités forestières.

La limite des facultés de régénération de l'épicéa sur sol permet de mieux définir la séparation entre les étages

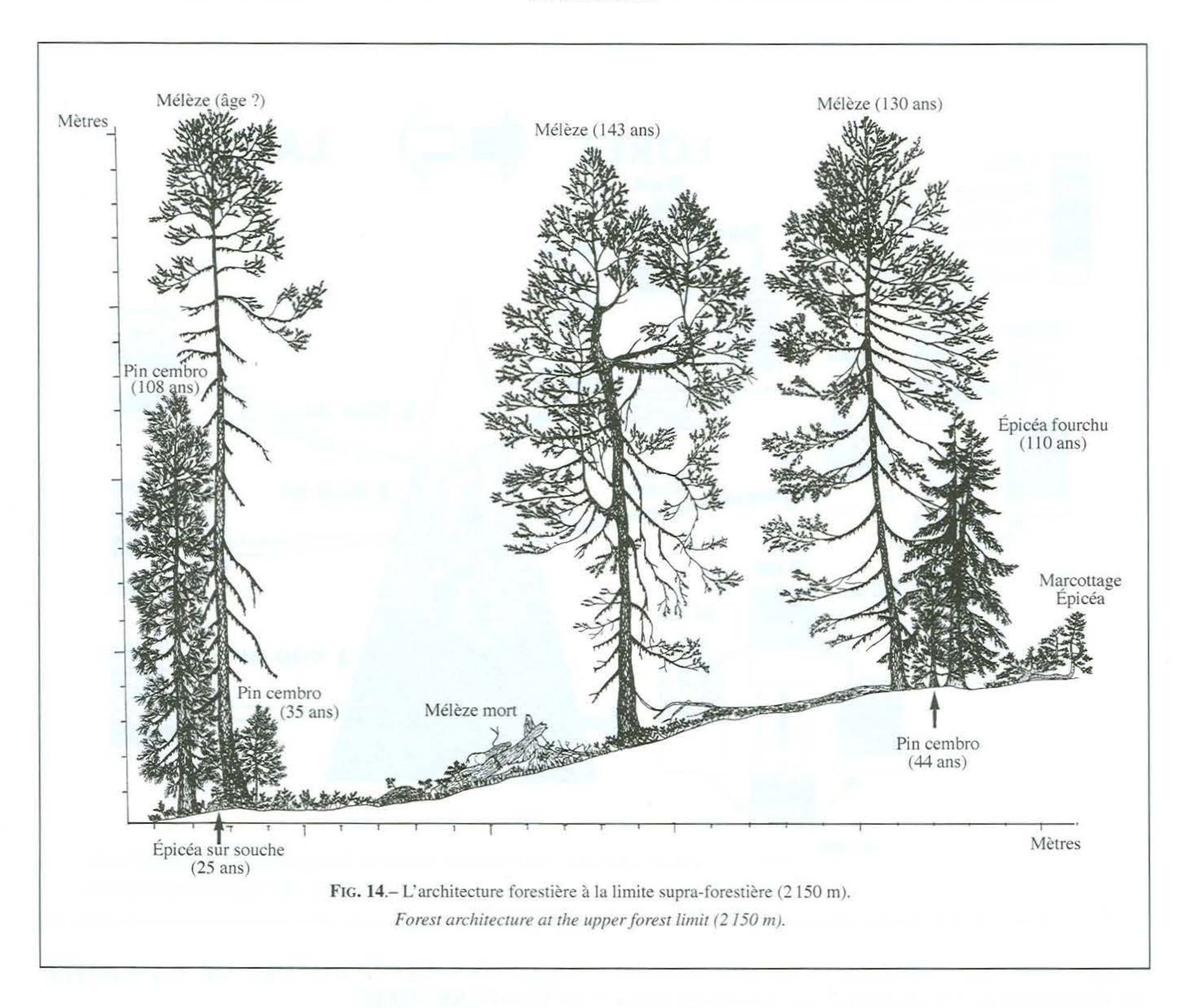


FIG. 14.– L'architecture forestière à la limite supra-forestière (2 150 m).
Forest architecture at the upper forest limit (2 150 m).

montagnards et subalpins (BERNIER, 1996). À la limite entre ces deux étages, la restauration du mull favorable à l'installation des jeunes semis d'épicéa se trouve très fortement retardée par rapport au cycle sylvogénétique. La régénération est initialisée sur bois pourri au centre de ces éco-unités et la régénération sur humus ne contribue qu'à leur élargissement. À l'étage subalpin, la régénération sur bois pourri est le seul processus de renouvellement forestier (GENSAC, 1990). Or après la chute d'un arbre les forestiers ne laissent sur place que les souches. Considérant que le succès de la régénération sur souche ne peut pas être totalement assuré, le processus d'exploitation et d'entretien de la forêt subalpine risque à terme de conduire à une déstabilisation de l'écosystème forestier et à son remplacement par une lande boisée (PONGE *et al.*, 1994).

L'accroissement d'altitude s'accompagne d'un isolement progressif des éco-unités forestières par la lande à myrtille (MAYER, 1976, BERNIER, 1996). L'architecture forestière analysée dans un des ultimes sites boisés du versant étudié met en évidence des collectifs d'arbres comportant un mélange d'essences et une superposition des générations (FIG. 14). La structure et la nature des unités de la mosaïque sont donc ici très différentes de celles de l'étage montagnard. BERNIER (1992) suggère que chaque collectif est un micro-écosystème forestier à part entière car sa capacité de régénération lui confère une certaine autonomie.

CONCLUSION

La forêt de Macot-La-Plagne (Savoie) a permis d'étudier une grande diversité de formes d'humus, en relation avec une grande diversité de structures forestières. Les méthodes de prélèvement et d'observation microscopique des humus développées dans le présent travail ont apporté une perception inhabituelle des humus, les mécanismes de passage d'une forme d'humus à une autre ayant rarement

été envisagés dans la littérature (SARTZ & HUTTINGER, 1950, HANDLEY, 1954, EMMER, 1995). À l'issue de ce travail, les différentes formes d'humus ne peuvent plus être considérées comme des systèmes étroitement isolés les uns des autres, chacun ayant son propre déterminisme stationnel. De même, chaque couche n'apparaît plus comme un compartiment individualisé du profil d'humus mais est incluse dans un processus continu de transformation, de décomposition et d'incorporation de la matière organique à la matière minérale.

La structure du profil d'humus est en grande partie déterminée par les organismes qui l'habitent (BAL, 1982). Les vers de terre entretiennent notamment des rapports originaux avec leur environnement, leur milieu de vie étant à la fois source de nourriture et site d'accumulation de leurs excréments (LEE, 1985, LAVELLE, 1994). Ces animaux font également partie des rares taxons capables d'adapter leur environnement à leurs besoins. Il est dès lors difficile d'analyser les relations entre les vers de terre et leur environnement (le profil d'humus) par des liens de cause à effet. Ainsi un même facteur peut, soit provoquer à court terme l'élimination d'une population de vers de terre, soit être à long terme neutralisé par l'action progressive de ces animaux sur leur milieu. Le présent travail a montré que l'installation de l'épicéa dans un site donné provoque dans un premier temps la disparition du peuplement de vers de terre, modifiant ainsi profondément la forme d'humus (passage du mull au moder). Sous les épicéas adultes les vers de terre sont capables de neutraliser à plus long terme les effets de l'enrésinement. De plus si un des effets de l'activité des lombrics est bien l'élaboration et la stabilisation d'agrégats organo-minéraux (MARTIN, 1991), ceux-ci sont cependant labiles à l'échelle de la dynamique forestière. Dans un profil d'humus de forme mull, apparemment en équilibre, le présent travail a montré que des micro-assemblages organo-minéraux sont constamment reconstitués par les vers de terre.

La persistance d'un peuplement de vers de terre en altitude, dans des fenêtres temporelles très étroites à l'intérieur du cycle sylvogénétique, implique une certaine faculté de colonisation de la part de ses populations. Cette contrainte est compatible avec les capacités de déplacement en surface de ces animaux (BOUCHÉ, 1976; LEE, 1985). Cependant, MAZAUD & BOUCHÉ (1980), MARINISSEN & VAN DEN BOSCH (1992) mettent en évidence que la colonisation de nouveaux habitats ou l'émigration à partir de zones surpeuplées est limitée à quelques mètres par an. La dynamique des populations de vers de terre est donc sous la dépendance d'une certaine structure de taille des éco-unités de la mosaïque forestière. Le maintien d'un peuplement complet de vers de terre peut être beaucoup plus aléatoire dans le cas d'une gestion forestière en futaie équienne (plantations).

L'origine même d'une dynamique simultanée de la forêt et des humus tient à la propriété qu'a une essence forestière de passer du statut de végétal herbacé (le jeune semis) à celui d'élément structurant et persistant de l'écosystème. Il y a exclusion mutuelle des différentes phases de croissance des arbres si elles génèrent des conditions impropres à l'installation et au développement des semis. C'est le cas dans les forêts de l'étage montagnard où l'épicéa induit par sa croissance l'élaboration d'un humus de forme moder défavorable à l'installation du semis. Ces conditions, ajoutées à la forte concurrence existant déjà entre les jeunes individus, réduisent à néant les possibilités d'installation de nouveaux individus et l'éco-unité garde ainsi son individualité. Enfin, au cours des stades adultes, l'activité fouisseuse des vers de terre sera progressivement rétablie avant même la chute des arbres. Le moteur de la dynamique est donc le changement de statut hiérarchique de l'arbre indiqué ci-dessus. La phase cruciale du cycle est donc celle qui conduit à l'installation d'une nouvelle génération (OLDEMAN, 1990). À ce stade, la végétation au sol tente de réinvestir le terrain (MAUBON, *et al.*, 1995). De l'issue de la confrontation entre végétation herbacée (mull) et lande à éricacées (mor) dépend l'évolution future de la forme d'humus, comme le présent travail l'a montré, et donc le renouvellement de l'écosystème forestier. L'issue de cette confrontation dépend de la taille de l'éco-unité biostatique au moment de la phase d'écroulement, étant donné que la propagation de la lande à éricacées se fait de proche en proche. Il est donc essentiel pour préserver les capacités de régénération naturelle de l'écosystème forestier de respecter son organisation en mosaïque.

L'étagement altitudinal des écosystèmes n'est pas principalement défini dans ce travail à l'aide de la composition floristique comme cela est classiquement le cas (GENSAC, 1970), mais en terme de mécanismes permettant le maintien des écosystèmes. La transition de l'étage montagnard à l'étage subalpin est caractérisée par une disparition des jeunes semis d'épicéas installés sur sol, l'épicéa ne conservant comme site de régénération que le bois pourri (PONGE, *et al.*, 1994), d'où une structure forestière très différente. Le présent travail a montré que la limite supra-forestière pouvait être interprétée comme le résultat de la confrontation entre lande et forêt. Cet affrontement s'observe en fait à des altitudes nettement plus basses. L'issue de cette compétition entre écosystèmes dépend essentiellement de la vigueur et de la cohérence du tissu forestier, qui dépend elle-même du climat (altitude) mais aussi de l'action de l'homme (pratiques sylvicoles). L'évolution des humus suivant la dynamique forestière et l'altitude aboutit à une modification progressive des mécanismes de décomposition de la matière organique du sol. Globalement, il se dégage deux phases dans la dynamique forestière : une phase de production végétale dominante (phase autotrophe) et une phase de décomposition domi-

nante de la matière organique produite au cours de la phase précédente (phase hétérotrophe). L'accroissement de l'altitude provoque la dissociation de ces deux phases dans l'espace et le temps.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie sincèrement monsieur le Professeur J.F. Ponge pour sa lecture attentive du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

ANDRÉ, J., 1994.– Régénération de la pessière à myrtille : allélopathie, humus et mycorhizes. *Acta Botanica Gallica*, 141 : 551-558.

ANDRÉ, J. & GENSAC, P., 1989.– *Vaccinium myrtillus* et la régénération dans les pessières d'altitude : cas de deux stations dans les Alpes françaises septentrionales. *Acta Biologica Montana*, 9 : 135-142.

ANDRÉ, J., GENSAC, P. & GAUTIER, M., 1990.– La régénération dans la pessière à myrtille. Description préliminaire de deux stations dans les Alpes septentrionales internes. *Bulletin d'Écologie*, 21 : 51-61.

ANDRÉ, J., GENSAC, P., PELLISSIER, F. & TROSSET, L., 1987.– Régénération des peuplements d'épicéa en altitude : recherches préliminaires sur le rôle de l'allélopathie et de la mycorhization dans les premiers stades du développement. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 24 : 301-310.

BABEL, U., 1971.– Gliederung und Beschreibung des Humusprofils in mitteleuropäischen Wäldern. *Geoderma*, 5 : 297-324.

BABEL, U., 1975.– Micromorphology of soil organic matter. *In* : Gieseking, J.E. (Ed.), *Soil components, I Organic components*. Springer Verlag, Berlin : 369-473.

BAL, L., 1970.– Morphological investigation in two moder-humus profiles and the role of the soil fauna in their genesis. *Geoderma*, 4 : 5-36.

BAL, L., 1982.– *Zoological ripening of soils*. PUDOC, Wageningen : 365 p.

BERNIER, N., 1992.– *Modifications de la forme d'humus au cours du cycle sylvogénétique d'une pessière d'altitude*. Mémoire de DEA, Université d'Orsay: 80 p.

BERNIER, N., 1995.– *Fonctionnement biologique des humus et dynamique des forêts d'altitude*. Thèse de Doctorat, Université de Savoie: 208 p.

BERNIER, N., 1996.– Altitudinal changes in humus form dynamics in a spruce forest at the montane level. *Plant and Soil*, 178 : 1-28.

BERNIER, N., PONGE, J.F. & ANDRÉ, J., 1993.– Comparative study of soil organic layers in two bilberry-spruce forest stands (*Vaccinio piceatea*). Relation to forest dynamics. *Geoderma*, 59 : 89-108.

BERNIER, N. & PONGE, J.F., 1993.– Dynamique et stabilité des humus au cours du cycle sylvogénétique d'une pessière d'altitude. *Comptes-Rendus des Séances de l'Académie des Sciences de Paris, serie 3, Sciences de la vie*, 316 : 647-651.

BERNIER, N. & PONGE, J.F., 1994.– Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 26 : 183-220.

BLANDIN, P., BARBAULT, R. & LECORDIER, C., 1976.– Réflexions sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie cénotique. *Bulletin d'Écologie*, 7 : 391-410.

BOUCHE, M.B., 1972.– *Lombriciens de France. Ecologie et systématique*. INRA, Paris.

BOUCHE, M.B., 1976.– Étude de l'activité des invertébrés épigés prairiaux. I. - Résultats généraux et géodrilologiques (Lumbricidae : Oligochaeta). *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 13 : 261-281.

BRUN, J.J., 1978.– *Étude de quelques humus aérés acides de l'Est de la France. Critères analytiques. Classification morphogénétique*. Thèse de Doctorat de 3e Cycle, Université de Nancy : 111 p.

CLEMENTS, F.E., 1916.– *Plant Succession*. An analysis of the development of vegetation. The Carnegie Institution, Washington.

CROCKER, R.L. & DICKSON, B.A., 1957.– Soil development on the recessional moraines of the Herbert and Mendenhall glaciers, South-Eastern Alaska. *Journal of Ecology*, 45 : 169-185.

DAHLBERG, A. & STENLID, J., 1994.– Size, distribution and biomass of genets in populations of *Suillus bovinus* (L. : Fr.) Roussel revealed by somatic incompatibility. *The New Phytologist*, 128 : 225-234.

DARWIN, C.R., 1881.– *The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits*. John Murray and Co., London: 328 p.

DIMBLEBY, G.W., 1952.– Soil regeneration on the North-East Yorkshire moors. *The Journal of Ecology*, 40 : 331-341.

DUCHAUFOUR, P., 1968.– *L'évolution des sols. Essai sur la dynamique des profils*. Masson & Cie, Paris: 94 p.

EMMER, I.E., 1995.– *Humus form and soil development during a primary succession of monoculture* Pinus sylvestris *forest on poor sandy substrates*. Thèse de doctorat de l'Université d'Amsterdam: 135 p.

FLOWER-ELLIS, J.G.K., 1971.– *Age structure and dynamics in stands of bilberry* (Vaccinium myrtillus *L.)*. Department of Forest Ecology and Forest Soils, Royal College of Forestry, Stockholm, Research Note N° 9.

GALLET, C., 1992.– *Apports de la biochimie à la connaissance du fonctionnement des écosystèmes forestiers : rôle des composés phénoliques dans une pessière à myrtille*. Thèse de Doctorat, Université de Lyon I. 279 p.

GALLET, C., 1994.– Allelopathic potential in bilberry-spruce forests : Influence of phenolic compounds on spruce seedlings. *Journal of Chemical Ecology*, 20 : 1009-1023.

GENSAC, P., 1970.– Les pessières de Tarentaise comparées aux autres pessières alpestres. *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes des Eidgenössischen Technischen Hochschule, Stiftung Rübel*, Zürich, 43 : 104-139.

GENSAC, P., 1990.– Régénération en altitude de l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) sur les souches dans les Alpes françaises. *Annales des Sciences Forestières*, 47 : 173-182.

GENSAC, P., 1989.– Régénération de l'épicéa sur les terrassements des pistes de ski. *Bulletin de la Société Botanique Française*, 4 : 327-334.

GOURBIERE, F., 1982.– Pourriture blanche de la litière d'*Abies alba* Mill. I. Évolution de la litière sous l'action des basidiomycètes du genre *Collybia*. *Revue d'Écologie et de Biologie du sol*, 19 : 163-175.

GOURBIERE, F., 1983.– Pourriture blanche de la litière d'*Abies alba* Mill. II. Répartition spatiotemporelle et activité annuelle des Basidiomycètes du genre *Collybia*. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 20 : 461-474.

GREEN, R.N., TROWBRIDGE, R.L. & KLINKA, K., 1993.– *Towards a taxonomic classification of humus forms*. Forest Science Monograph N° 29.

HANDLEY, W.R.C., 1954.– *Mull and mor formation in relation to forest soils*. Forestry Commission, London, Bulletin N° 23.

HESSELMANN, H., 1926.– Studier över barrskogens humustäcke. *Meddedelanden från Statens Skogsforskningsanstalt* 22 : 169-552.

HESTER, A.J., MILES, J. & GIMMINGHAM C.H. 1991.– Succession from heather moorland to birch woodland. II. Growth and competition between *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa* and *Agrostis capillaris*. *The Journal of Ecology*, 79 : 317-328.

JABIOL, B., BRETHES, A., PONGE, J.F., TOUTAIN, F. & BRUN, J.J. 1995.– *L'humus sous toutes ses formes*. ENGREF, Nancy. 63 p.

JONGERIUS, A., 1963.– Optic-volumetric measurements on some humus forms. *In* : DOEKSEN, J. & VAN DER DRIFT, J. (Eds), *Soil Organisms*. North Holland, Amsterdam : 137-148.

KENDRICK, W.B. & BURGES, A., 1962.– Biological aspects of the decay of *Pinus sylvestris* leaf litter. *Nova Hedwigia*, 4 : 313-344.

KLINKA, K., GREEN, R.N., TROWBRIDGE, R.L. & LOWE, L.E., 1981.– *Taxonomic classification of humus form in ecosystems of British Columbia. First Approximation*. Province of British Columbia, Ministry of Forests, Land Management Report N° 8.

KUBIENA, W.L., 1953.– *The soils of Europe*. Murby and Company, London. 317 p.

KUIPER, L., 1994.– Architectural analysis of Douglas-fir forests. Thèse de doctorat de Wageningen Agricultural University, Wageningen, 188 p.

LACOSTE, A., 1984.– *Essai de synthèse sur les mégaphorbiaies subalpines* (Cicerbito-adenostyletum) *des Alpes occidentales et centrales*. Colloques phytosociologiques 12, Bailleul (1984).

LAVELLE, P., 1987.– Interactions, hiérarchies et régulations dans le sol : à la recherche d'une nouvelle approche conceptuelle. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 24 : 219-229.

LAVELLE, P., 1988.– Earthworm activities and the soil system. *Biology and Fertility of Soils*, 6:237-251.

LAVELLE, P., 1994.– *Faunal activities and soil processes : Adaptive strategies that determine ecosystem function*. Congrès ISSS XV, Acapulco, Mexique.

LEE, K.E., 1985.– *Earthworms. Their ecology and relationships with soils and land use*. Academic Press, Sydney. 411 p.

LIONS, J.C. & GOURBIERE, F., 1988.– Populations adultes et immatures d'*Adoristes ovatus* (Acarien, Oribate) dans les aiguilles de la litière d'*Abies alba*. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 25 : 343-352.

MARINISSEN, J.C.Y. & VAN DEN BOSCH, F., 1992.– Colonization of new habitat by earthworms. *Oecologia*, 91: 371-376.

MARTIN, A., 1991.– Short-term and long-term effect of the endogeic earthworm *Millsonia anomala* (Omodeo) (Megascolecidae, Oligochaeta) of a tropical savanna, on soil organic matter. *Biology and Fertility of Soil*, 11 : 234-238.

MAUBON, M., PONGE, J.F. & ANDRÉ, J., 1995.– Dynamics of *Vaccinium myrtillus* patchs in mountain spruce forest. *Journal of Vegetation Science*, 6 : 343-348.

MAYER, H., 1976.– *Gebirgswaldbau. Schutzwaldpflege. Ein Waldbaulicher Beitrag zur Landschaftsökologie und zur Umweltschutz*. Fischer Verlag, Stuttgart.

MAZAUD, D. & BOUCHE, M.B., 1980.– Introductions en surpopulation et migrations de lombriciens marqués. *In* : DINDAL, d.l. (Ed.), *Soil biology as related to land use practices. Proceedings of the VII international colloquium of soil zoology, Syracuse, 1979*. Environmental Protection Agency, Washington D.C.: 687-701.

MILES, J., 1979.– *Vegetation dynamics*. Chapman and Hall, London. 80 p.

MILES, J., 1985.– Soil in the ecosystem. *In* : FITTER, A.H. *et al.* (Eds), *Plants, Microbes and Animals. Ecological interactions in soil*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 407-427.

MÜLLER, P.E., 1889.– Recherches sur les formes naturelles de l'humus et leur influence sur la végétation et le sol. *Annales de la Science Agronomique Française et Etrangère*, 6 : 85-423.

NEWELL, K., 1984.– Interaction between two decomposer basidiomycetes and a Collembolan under Sitka spruce : distribution, abundance and selective grazing. *Soil Biology and Biochemistry*, 16 : 227-233.

NIHLGÅRD, B., 1971.– Pedological influence of spruce planted on former beech forest soils in Scania, South Sweden. *Oikos*, 22 : 302-314.

NILSSON, M.C. & ZACKRISSON, O., 1992.– Inhibition of Scots pine seedlings establishment by *Empetrum hermaphroditum*. *Journal of Chemical Ecology*, 18 : 1857-1570.

OLDEMAN, R.A.A., 1990.– *Forests : Elements of Silvology*. Springer Verlag, Berlin: 624 p.

OVINGTON, J. D. & MADGWICK, H.A., 1957.– Afforestation and soil reaction. *The Journal of Soil Science* 8 : 141-149.

PAGE, G., 1968.– Some effects of conifer crops on soil properties. *Commonwealth Forestry Review*, 47 : 52-62.

PAGE, G., 1974.– *Effect of forest cover on the properties of some Newfoundland forest soils*. Canadian Forestry Service, Department of the Environment, Publication N° 1332.

PETERS, R., NAKASHIZUKA, T. & OHKUBO, T., 1992.– Regeneration and development in beech-dwarf bamboo forest in Japan. *Forest Ecology and Management*, 55 : 35-50.

PONGE, J.F., 1984.– Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume, premiers résultats. I. La couche L1 d'un moder sous pin sylvestre. *Revue d'Écologie et Biologie du Sol*, 21 : 161-187.

PONGE, J.F., 1988.– Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume. III. La couche F1 d'un moder sous *Pinus sylvestris*. *Pedobiologia*, 31 : 1-64.

PONGE, J.F., 1991a.– Succession of fungi and fauna during decomposition of needles in a small area of Scots pine litter. *Plant and Soil*, 138 : 99-113.

PONGE, J.F., 1991b.– Food resources and diets of soil animals in a small area of Scots pine litter. *Geoderma*, 49 : 33-62.

PONGE, J.F., ANDRÉ, J., BERNIER, N. & GALLET, C., 1994.– La régénération naturelle : connaissances actuelles. Le cas de l'épicéa en forêt de Macot (Savoie). *Revue Forestière Française*, 46 : 25-45.

ROMELL, L.G., 1932.– Mull and duff as biotic equilibria. *Soil Science*, 34 : 161-188.

ROMELL, L.G. & HEIBERG, S.O., 1931.– Types of humus layer in the forests of northeastern United States. *Ecology*, 12 : 567-608.

SAITO, T., 1966.– Sequential pattern of decomposition of beech litter with special reference to microbial succession. *Ecological Review*, 16 : 245-254.

SARTZ, R.S. & HUTTINGER, W.D., 1950.– Some factors affecting humus development in the Northeast. *Journal of Forestry*, 48 : 341-344.

SCHAEFER, M., 1990.– The soil fauna of a beech forest on limestone : trophic structure and energy budget. *Oecologia*, 82 : 128-136.

SHAW, C. & PAWLUK S., 1986.– The development of soil structure by *Octolasion tyrtaeum*, *Aporrectodea turgida* and *Lumbricus terrestris* in parent material belonging to different textual

classes. *Pedobiologia*, 29 : 327-339.

SHIPITALO, M.J. & PROTZ, R., 1989.– Chemistry and micromorphology of aggregation in earthworm casts. *Geoderma*, 45 : 357-374.

SOMA, K. & SAITO, T., 1983.– Ecological studies of soil organisms with references to the decomposition of pine needles. II. Litter feeding and the breakdown by the woodlouse, *Porcellio scaber*. *Plant and Soil*, 75 : 139-151.

SPRUGEL, D.G., 1991.– Disturbance, equilibrium, and environmental variability : What is "natural" vegetation in a changing environment? *Biological Conservation*, 58 : 1-18.

STANDEN, V., 1978.– The influence of soil fauna on decomposition by micro-organisms in blanket bog litter. *The Journal of Animal Ecology*, 47 : 25-38.

TAN, B.S., 1988.– *La régénération du sapin (*Abies alba *Mill.) dans le Jura : influence des facteurs physiques, édaphiques et biotiques sur les stades précoces du développement des semis.* Thèse de Doctorat, Université de Franche-Compté, Besançon : 127 p.

TOUTAIN, F., 1981.– Les humus forestiers. Structures et modes de fonctionnement. *Revue Forestière Française*, 33 : 449-477.

TOUTAIN, F., 1987 a.– Les litières : Siège de systèmes interactifs et moteur de ces interactions. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 24 : 231-242.

TOUTAIN, F., 1987 b.– Activité biologique des sols, modalités et lithodépendance. *Biology and Fertility of Soils*, 3 : 31-38.

VANNIER, G., 1987.– The porosphere as an ecological medium emphasized in Professor Ghilarov's work on soil animal adaptations. *Biology and Fertility of Soils*, 3 : 39-44.

WATT, A.S., 1947.– Pattern and process in the plant community. *The Journal of Ecology*, 35 : 1-22.

ZACHARIAE, G., 1965.– *Spuren tierischer Tätigkeit im Boden des Buchenwaldes*. Forstwissenschaftliche Forschungen N° 20.

ZINKE, P.J., 1962.– The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. Ecology 43,130-133.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Micromorphology of humus profiles was studied along an altitudinal transect across an alpine spruce forest (Macôt-La-Plagne, Savoie, France). Humus profiles were studied in relation to forest dynamics and earthworm populations. The forest showed a mosaic pattern corresponding to a space-time segregation of spruce stands of varying age. Thus forest dynamics could be studied synchronically. Changes in humus profiles were observed according to vegetation and elevation. Rapid changes accompanied and partly determined forest dynamics. Relationships between humus and vegetation were not only involved in the decomposition of organic matter but also in the establishment and growth of the root system. Forest regeneration was associated with the development of a mull humus form. Nevertheless, spruce growth induced abrupt changes in the organization of the humus profile, which turned into moder. In this context, ecosystem sustainability was reinforced by the regeneration of mull humus promoted by the earthworm *Lumbricus terrrestris* (L.). Vertical transfers and fine organo-mineral mixing were the main results of the earthworm's burrowing activity. Mull or moder properties could thus be explained by the intensity of these burrowing activities. *L terrestris* played a prominent role in the mull-building process (pioneer species) but this humus form was later on enriched by earthworm species with a more specialized food diet. A foodweb was described, involving *Lumbricus castaneus*, a litter-feeding species, *Aporrectodea icterica,* a mineral-feeding species and the two coprophagous species *Aporrectodea caliginosa* and *Aporrectodea nocturna*. Selectiveness of litter components was currently expressed in this mull foodweb, for example moss and roots were discarded compared with conifer needles. Disorganization of the earthworm biocenosis was mainly imputed to soil ionic unbalance accompanying tree growth. Within the forest cycle two phases could be distinguished. The autotrophic phase was characterized by the speeding-up of organic matter production and the decrease of decomposition processes. In contrast, the adult phase was mainly heterotrophic, given that photosynthetic activity was slower and that the bulk of the organic matter was incorporated into decomposition or humification processes. A modelization of mull and moder humus forms and their genetic linkages by dynamic processes was attempted. A prominent building process was the vertical transfer of organic matter undertaken by burrowing earthworms.

The forest mosaic could be partly explained by interactions between humus and forest vegetation. The aggregative properties of spruce stands where a driving force against the vegetative developpment of the bilberry heath. Considering for the high degree of intrication between forest and heath, the mechanisms explaining the upper forest limit have to be reviewed. We suggest the concept of a wide altitudinal belt of antagonism between forest and heath instead of a definite altitudinal borderline between these two ecosystems. This forest/heath competition could be observed far below the upper forest limit. The incompatibility between patches of spruce forest and ericaceous heath may be demonstrated at the montane level by the absence of forest regeneration inside gaps occupied by bilberry heath. This could be explained by the original humus form developed within the bilberry heath. Humus profiles under typical forest eco-units become thicker at higher elevations, due to slower rates of decomposition and incorporation of organic material into mineral matter. On the contrary, heath humus profiles become thinner with altitude. The upper forest limit has not only a physiological but basis is also related to the resilience of the entire ecosystem. The management of mountain forests is discussed in the light of these new concepts in forest ecology.
